

**Master 2 Recherche**

Biologie évolutive et intégrative, infectiologie

Spécialité **Sciences de l'insecte**

Mémoire de Stage :

***Ecologie appliquée***  
***à un agroécosystème tropical :***  
***cas des arthropodes prédateurs en vergers***  
***de manguiers à La Réunion***

Maxime A. Jacquot



Travail réalisé sous la direction de :

**Jean-Philippe Deguine**

Entomologiste (CIRAD)

UMR 53 Peuplements Végétaux  
et Bioagresseurs en Milieu Tropical  
Saint Pierre, La Réunion.







## **Remerciements**

*Je souhaite remercier le CIRAD et plus particulièrement Bernard Reynaud, directeur de l'UMR PVBMT, de m'avoir donné les moyens de réaliser ce stage dans des conditions idéales.*

*Pour tout le travail accompli, leur sympathie et leur générosité, je remercie l'ensemble de l'équipe BIOPHYTO. C'est avec un grand plaisir que je vais continuer à travailler à vos côtés.*

*Je remercie Jean-Philippe Deguine pour son encadrement et son humanité. Je veillerai à soigner ma syntaxe à l'avenir et à ne pas te rendre malade.*

*Je remercie Morguen Atiama pour son altruisme et sa bonne humeur. Punaise ! Tu as été là dès mon arrivée à l'aéroport et jusqu'à la remise du rapport. J'espère que tu vas pouvoir réaliser ta thèse.*

*Je remercie Mickae Tenailleau, pour son aide précieuse pour les déterminations entomologiques. Sans toi les données n'existeraient pas. Merci pour les heures sup', ta motivation et tes critiques : tu as bien mérité THE ANTS.*

*Un grand merci aussi à Marie-Ludders Moutoussamy et à Cédric Ajaguin-Soleyen, pour tous ces pièges creusés, relevés et nettoyés. Moutou, je te remercie en particulier pour tes fameuses blagues et ton investissement, Cédric pour ton travail de terrain et les sarcives de ton tonton.*

*Je remercie aussi les collègues entomologistes de l'Insectarium, Jacques Rochat pour tes remarques et Sophie Gasnier pour la découverte du monde des araignées.*

*Merci à toute l'équipe entomo' du CIRAD, je remercie Serge Quilici pour son aide lors de la création du protocole. Je remercie Toulassi pour ses corrections, sa sympathie et son super banquet de première année de thèse.*

*Comme tous stagiaires du 3P, je remercie Frédéric Chiroleu et Charlotte, pour ne pas m'avoir laissé Ré sans fin. Fred, je t'embêterai moins à l'avenir.*

*Je remercie Olivier Flores pour son aide précieuse lors de la mise au point du protocole. Je remercie Didier Vincenot pour son aide concernant les pratiques agricoles. Je remercie Eric Lucas pour nous avoir fait partager son expérience du terrain.*

*Merci à tous les stagiaires, j'espère que vous atteindrez tous vos objectifs : merci aux Sarah, à Hélène, à Tantine, à Mané, à Dom, à Léo, à Kez' et à tous les autres. Je remercie en particulier Hélène pour l'aide sous SIG. Un autre merci pour Kez' et Nico, je n'oublierai jamais mon premier cari « feu de bois » au piton des anglais.*

*Je présente mes excuses aux VSC: désolé vous allez me voir plus longtemps !*

*Merci à mes parents pour avoir été toujours à mes côtés malgré les milliers de kilomètres.*

*Enfin, un énorme merci à Sisi, tu m'as soutenue et encouragée jusqu'au bout, merci !*

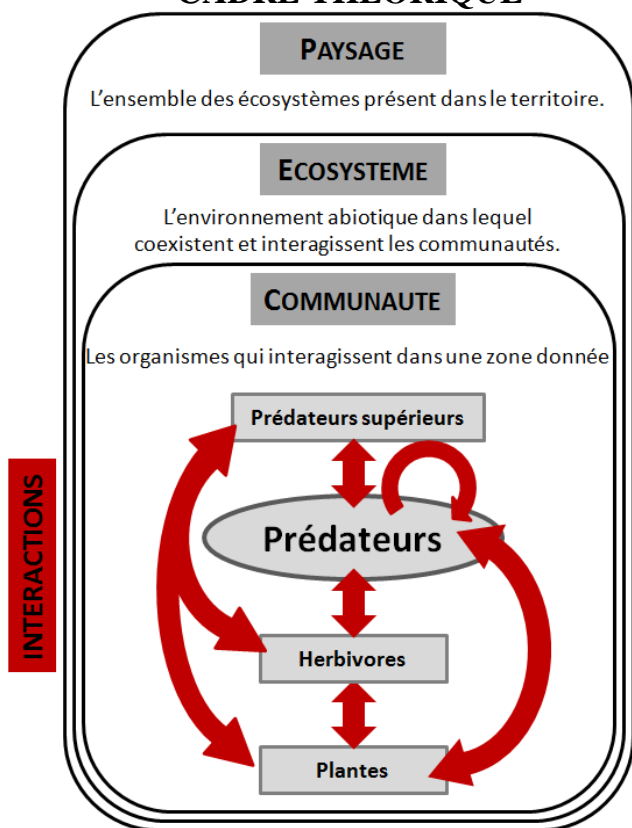
**Maxime**



# Préambule

Dans le cadre du Master 2 Recherche « Sciences de l'insecte », j'ai réalisé ce stage entre le 15 janvier et le 30 mai 2012 au sein de l'UMR PVBMT au CIRAD de La Réunion. Selon les consignes relatives à cette formation universitaire (**Annexe I**) : le présent mémoire, « Ecologie appliquée à un agroécosystème tropical : cas des arthropodes prédateurs en vergers de manguiers à la Réunion », expose le rapport de stage, précédé d'un rapport bibliographique traitant de son cadre théorique. Le rapport bibliographique fait l'état des connaissances actuelles sur les différentes interactions engendrées par la présence de multiples prédateurs dans une communauté, pour les écosystèmes terrestres. Le rapport de stage traite de la mise en relation entre des facteurs de trois niveaux d'études différents et la diversité des arthropodes prédateurs épigés en vergers de manguiers.

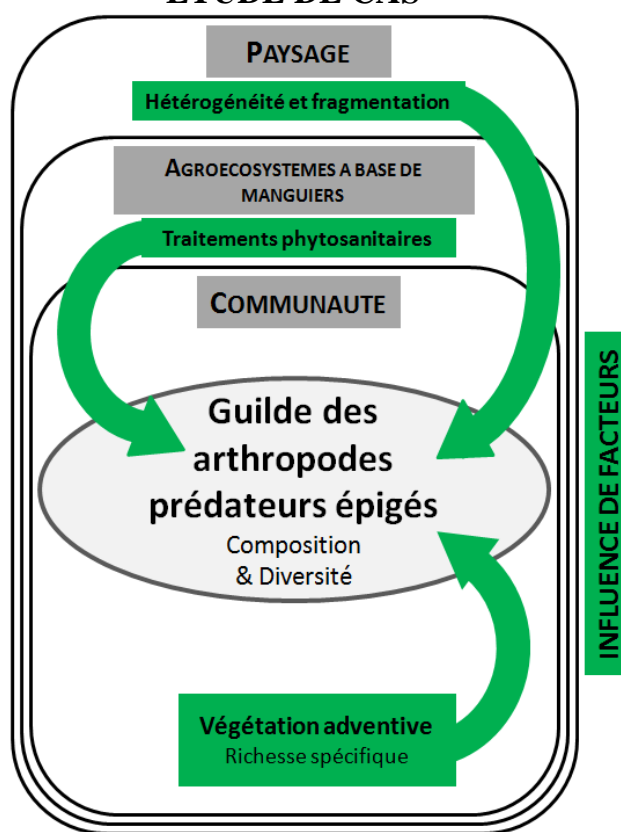
## CADRE THEORIQUE



### Partie I : Rapport bibliographique

*Arthropodes prédateurs :  
Diversité et interactions  
intracommunautaires*

## ETUDE DE CAS



### Partie II : Rapport de stage

*Effets des facteurs locaux et paysagers  
sur la diversité des arthropodes prédateurs  
terrestres épigés en vergers de manguiers  
à La Réunion (Mascareignes :  
Océan Indien)*

Représentation schématique des échelles d'études respectives  
du rapport bibliographique et du rapport de stage.





# SOMMAIRE

## **Partie I : Diversité des arthropodes prédateurs et interactions intracommunautaires**

Introduction.....	p1
1. Biodiversité : des espèces aux fonctions complémentaires.....	p3
2. Plus de prédateurs : plus de prédation ? .....	p3
3. Des interactions dépendantes de l'habitat.....	p6
4. « Pourquoi le monde est vert ? » .....	p7

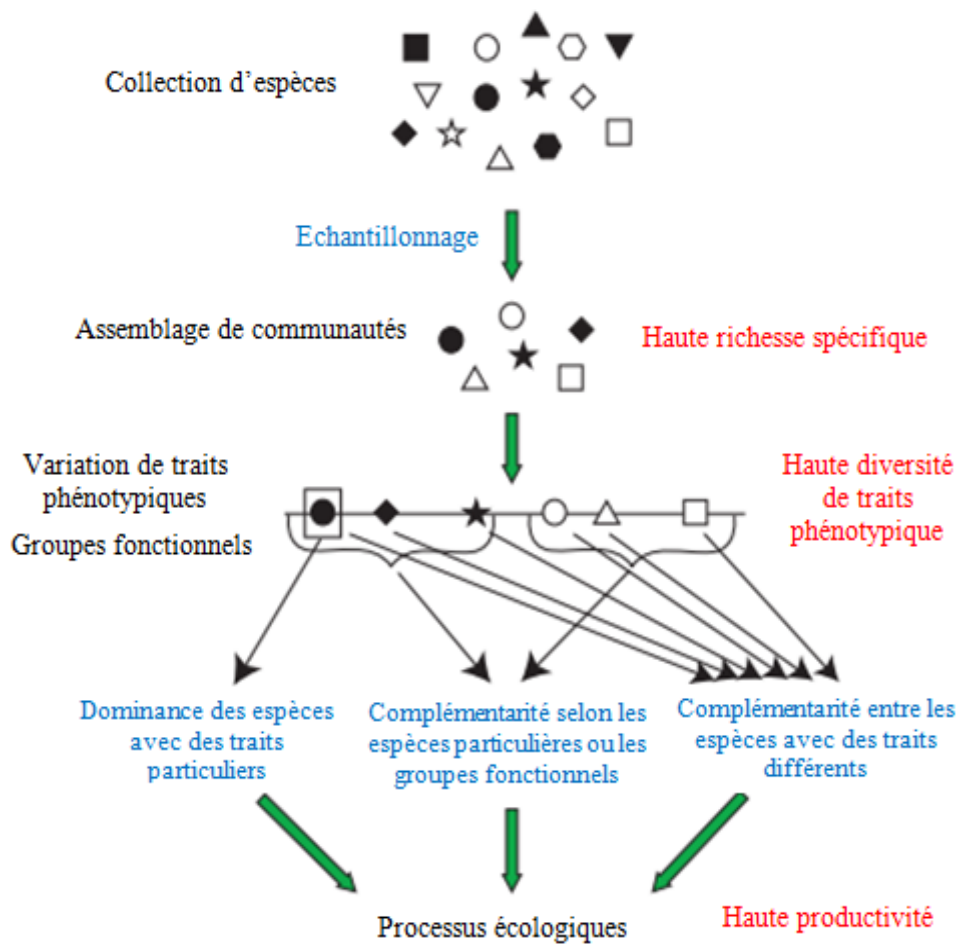
## **Partie II : Effets des facteurs locaux et paysagers sur la diversité des arthropodes prédateurs terrestres épigés en vergers de manguiers à La Réunion (Mascareignes : Océan Indien)**

1. Introduction.....	p9
2. Matériel et méthode.....	p14
3. Résultats.....	p19
4. Discussion.....	p24
<i>La richesse spécifique des plantes favorise l'équitabilité de la guildes de prédateurs.....</i>	<i>p24</i>
<i>L'intensité des pratiques agricoles affecte la richesse spécifique des prédateurs.....</i>	<i>p24</i>
<i>Un paysage hétérogène et fragmenté est favorable à la richesse spécifique des prédateurs.....</i>	<i>p25</i>
<i>Perspectives : augmenter la résolution.....</i>	<i>p26</i>
5. Conclusion .....	p28



Partie I :  
Rapport bibliographique

*Arthropodes prédateurs :  
Diversité et  
interactions intracommunautaires*



**Figure 1 : Mécanismes hypothétiques liant diversité biologique et processus écosystémiques dans les communautés (Traduit d'après Loreau *et al* 2001).**

## Introduction

L'assemblage des populations de plantes, animaux, champignons, protistes et bactéries vivant dans un environnement constitue une communauté, c'est un système vivant, distinct avec sa composition, sa structure, ses relations environnementales, son développement et sa fonction (Whittaker 1995). L'environnement abiotique ainsi que les communautés qui y coexistent et interagissent, forment un écosystème dont le fonctionnement et la stabilité sont, en partie, liés à la diversité de ses communautés. Les effets à court terme de la biodiversité sont imputables à deux types de mécanismes. Les communautés plus diversifiées ont une plus grande probabilité d'être composées d'une diversité élevée de traits phénotypiques (Loreau *et al.* 2001). Ainsi la diversité influe sur les processus écosystémiques par la sélection d'espèces dominantes, avec des traits particuliers, et par l'effet de complémentarité des différents traits des espèces améliorant la performance collective (Loreau *et al.* 2001, **fig. 1**). La biodiversité préserve également les écosystèmes à long terme, contre les dysfonctionnements dus aux fluctuations environnementales. L'hypothèse de l'« assurance » (*insurance hypothesis* ; Yachi & Loreau 1999) propose que les espèces répondent différemment aux fluctuations et peuvent ainsi être fonctionnellement complémentaires au cours du temps dans les processus écosystémiques, alors que ces espèces pourraient apparaître redondantes à un instant donné. Les modèles montrent que les effets d'assurances majeures sont la réduction de la variation temporelle de la productivité et l'augmentation de productivité temporelle moyenne (Yachi & Loreau 1999).

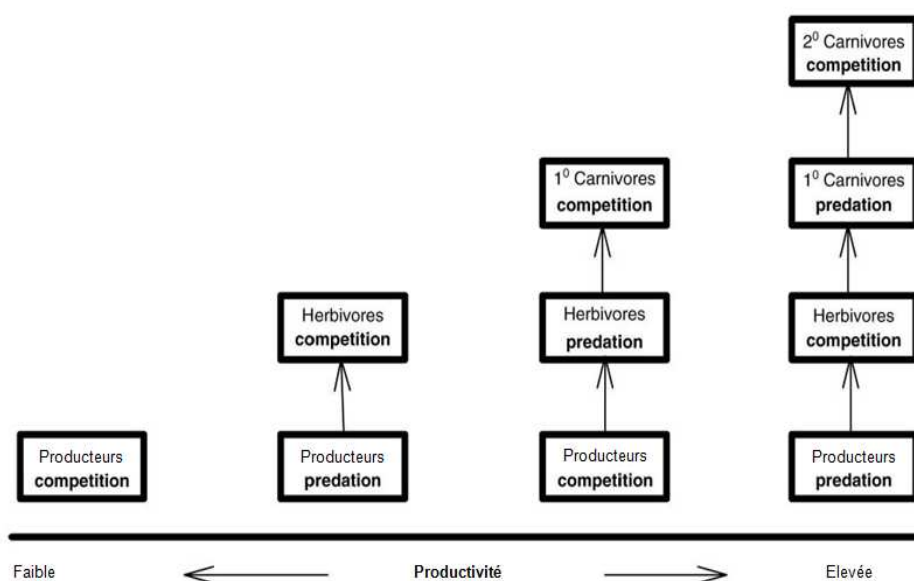
Les communautés terrestres comportent typiquement 4 compartiments ou niveaux trophiques : les producteurs primaires, les herbivores, les carnivores et les détritivores. Les interactions spécifiques, entre et à l'intérieur de ces compartiments, sont parmi les processus élémentaires qui affectent l'abondance et la composition des communautés (**fig.2** ; Fretwell 1977). On en distingue trois classes :

- (i) *Les interactions symbiotiques* rassemblent les associations intimes et durables (du parasitisme au mutualisme) entre plusieurs organismes appartenant à des espèces différentes (De Bary 1879), conditionnant les autres interactions chez les arthropodes notamment.
- (ii) *La compétition* est une lutte pour l'utilisation d'une ressource partagée et limitée, mutuellement négative entre deux espèces.
- (iii) *La prédation* correspond à la consommation de tout ou d'une partie d'un organisme vivant par un autre (Morin 2011). Le prédateur bénéficie de l'interaction, contrairement à la proie consommée.



Les interactions proies-prédateurs impliquent des espèces qui résident à différents niveaux trophiques, incluant l'impact des herbivores sur les plantes, les carnivores (ou prédateurs *sensu stricto*) sur les herbivores, des parasites et parasitoïdes sur les hôtes. Les patterns des communautés sont gouvernés par la hiérarchie de ces processus d'interactions (**fig.2 ; Morin 2011**). La compétition pour la nourriture ou les ressources est importante dans la régulation de l'abondance des producteurs primaires, des prédateurs supérieurs (*top-predators*) et des décomposeurs (**Morin 2011**), tandis que les herbivores sont régulés par les prédateurs puisqu'ils épuisent rarement leur approvisionnement en nourriture (**Hairston et al 1960**).

La régulation des herbivores par les organismes prédateurs (auxquels nous nous référons par la suite), confère à ce niveau trophique un intérêt particulier en protection des cultures, par le contrôle des animaux nuisibles et donc de leurs impacts potentiels sur la production primaire de(s) espèce(s) végétale(s) présente(s) pour et/ou par les activités anthropiques. Nuisibles ou auxiliaires des cultures, les arthropodes sont largement représentés dans la faune des agroécosystèmes. Afin d'évaluer la réussite de programmes de recherche visant à favoriser les arthropodes terrestres, pour leurs services potentiels, il est nécessaire de connaître les interactions qu'entretient ce niveau trophique au sein même des communautés. En nous appuyant sur des études en écosystèmes naturels et cultivés, nous commençons par caractériser les propriétés fonctionnelles des niveaux trophiques. Puis nous verrons que les interactions des prédateurs avec leurs proies sont gouvernées par les interactions prédateurs-prédateurs, ces deux dernières dépendant du contexte dans lequel elles se réalisent. Enfin, les conséquences des interactions de multiples prédateurs dépassent les niveaux trophiques adjacents, les producteurs primaires pouvant bénéficier de ces « ennemis naturels ».



**Figure 2 : Importance des interactions de prédation et de compétition dans chaque niveau trophique, en fonction d'un nombre croissant de niveaux trophiques et d'un gradient de productivité primaire (Traduit de Morin 2011).**





## **1. Biodiversité : des espèces aux fonctions complémentaires**

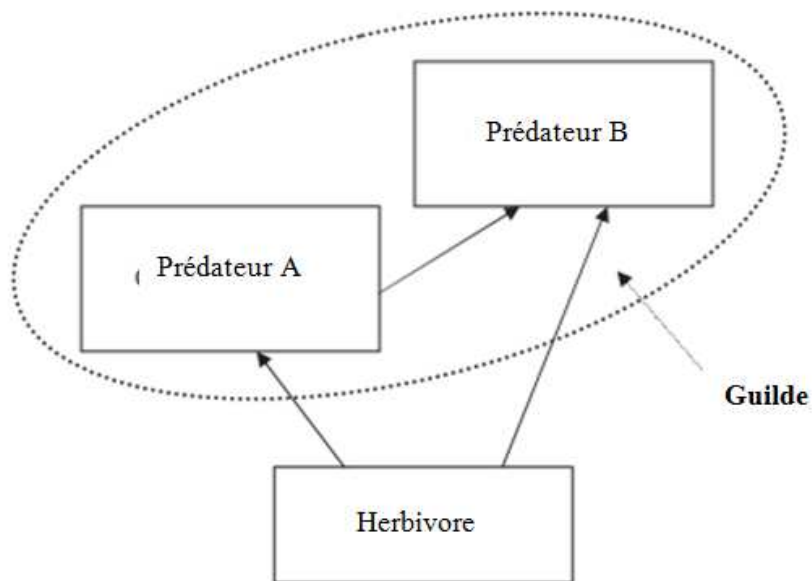
Au sein des niveaux trophiques, les espèces peuvent être rassemblées en fonction des processus écologiques auxquels elles participent, des ressources environnementales qu'elles utilisent et du mode d'utilisation de ces ressources. Des regroupements fonctionnels d'espèces utilisant des ressources environnementales similaires par la même voie sont dénommés guildes en absence d'affiliation taxonomique (Root 1967 ; Fauth *et al.* 1996) et groupes fonctionnels si une proximité taxonomique existe (Cummins 1973). Les arthropodes constituant un embranchement très diversifié en termes taxonomique et écologique, la réalisation d'inventaires reste complexe et les études de diversité fonctionnelle se cantonnent soit à des familles données, soit à des guildes s'alimentant d'une proie spécifique.

La mesure de la richesse spécifique d'une guildes ou d'un groupe fonctionnel suppose que toutes les espèces soient considérées comme différentes équitablement. Aussi, la contribution de chaque espèce à la diversité fonctionnelle est indépendante des richesses spécifiques (Petchey *et al.* 2002). Les espèces observées sont alors considérées comme complémentaires dans l'« assurance » des fonctions écologiques et non redondantes (Beare *et al.* 1995 ; Loreau 2000 ; Lawton & Brown 1993). Afin de préciser les ressources utilisées par chaque espèce prédatrice, les études de réseaux trophiques apparaissent nécessaires (Sih *et al.* 1998).

## **2. Plus de prédateurs : plus de prédation ?**

La présence de multiples prédateurs, avec des proies communes, aurait des effets qui ne peuvent être simplement considérés comme la somme des effets des différents types de prédateurs (Sih *et al.* 1998). Le risque de prédation serait alors augmenté ou réduit, en fonction de la diversité de la guildes.

Des proies présentant des défenses conflictuelles pourraient s'exposer à un plus grand risque de prédation par un prédateur en souhaitant échapper à un autre et vice versa (Sih *et al.* 1998). Le synergisme produit par les prédateurs peut être très important : les pucerons *Acyrtosiphon pisum* Harris (Hemiptera : Aphididae) qui fuient la prédation par *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera : Coccinellidae) tombent au sol et subissent alors la prédation de *Harpalus pennsylvanicus* Dej. (Coleoptera : Carabidae), avec un taux de prédation avoisinant le double de la somme des taux individuels de prédation (Losey & Denno 1998).



**Figure 3 : Représentation graphique de la prédation intragilde (D'après Hemptinne *et al* 2012).** L'espèce prédatrice A s'alimente uniquement de l'espèce herbivore, tandis que le prédateur B s'alimente à la fois du A et de l'herbivore. Les prédateurs A et B constituent une guild. L'herbivore représente la proie extragilde, le prédateur A est nommé proie intragilde et le prédateur B est le prédateur intragilde.

Cette situation reste exceptionnelle, elle requiert une synchronie entre les différents prédateurs et des interactions antagonistes minimales. Des expériences, dans lesquelles la diversité des prédateurs est contrôlée, ont montré une prédation plus haute par l'action conjointe de deux prédateurs généralistes (Hurd & Eisenberg 1990), ou encore par la synergie entre le prédateur généraliste et un insecte parasitoïde (Snyder & Ives 2003).

Une diversité des prédateurs accrue pourrait aussi réduire le risque de prédation. Les nombreux prédateurs entreraient en compétition pour une proie partagée ou utiliseraient les membres de leur guildes comme des proies potentielles (Sih *et al.* 1998). Les proies présenteraient une mortalité plus faible dans des systèmes à multiples prédateurs que la somme des mortalités attendues pour des systèmes de prédateur seul (Sih *et al.* 1998). La diversité spécifique des prédateurs serait alors corrélée négativement à leurs fonctions (Schmitz 2007). La compétition par exploitation a été mise en évidence, d'une part, chez les coccinelles (Coleoptera : Coccinellidae) mangeant les hôtes potentiels et les hôtes parasités d'hyménoptères parasitoïdes (Ferguson & Stiling 1996), d'autre part, entre prédateurs généralistes par l'augmentation des populations d'araignées (Araneae : Lycosidae) suite à l'exclusion des carabidés (Coleoptera : Carabidae) (Lang 2003). Des espèces utilisant des proies communes peuvent aussi être engagées dans des interactions proies-prédateurs (Polis & Hold 1992). Alors compétition et prédation sont rassemblées dans la prédation intragilde (IGP : *intraguild predation*). Il s'agit d'omnivorie au sens large, une alimentation sur deux ou plusieurs niveaux trophiques (Menge & Sutherland 1987), les arthropodes carnivores s'attaquant aux herbivores et aux autres carnivores (fig.3 ; Rosenheim 1998). Le gain en énergie par le prédateur est immédiat mais aussi futur, par la réduction de la potentielle compétition par exploitation (Polis *et al.* 1989). Le concept a été développé en milieu désertique, avec l'étude des interactions au sein d'une guildes de scorpions (Polis & McCormick 1987). D'après certains auteurs (Gagnon *et al.* 2011), l'IGP serait ubiquitaire chez les arthropodes prédateurs. Ces auteurs l'argumentent par l'analyse du contenu intestinal d'une guildes de prédateurs aphidiphages révélant la présence des autres espèces prédatrices dans l'intestin de plus de la moitié des individus collectés. Les effets négatifs de l'IGP sur le contrôle des herbivores sont connus en milieu naturel (Denno *et al.* 2004 ; Finke & Denno 2002 ; Finke & Denno 2006) comme en milieu cultivé (Provost *et al.* 2005 ; Rosenheim 2001 ; Rosenheim *et al.* 2004 ; Snyder & Wise 2001).

L'importance de ces interactions antagonistes prédateur-prédateur est soulignée par l'adaptation de comportements antiprédateurs par les proies intraguildes.



Certaines espèces d'acariens prédateurs évitent les patches occupés par des compétiteurs hétérospécifiques (Cakmak *et al.* 2006), tandis que d'autres espèces pondent moins d'œufs, changent leur distribution et leur oviposition sur des patches en présence de signaux de leurs prédateurs intraguilides (Choh *et al.* 2010). La présence de prédateurs généralistes peut même entraîner la fuite d'autres prédateurs (Moran *et al.* 1999). Néanmoins, une revue récente des études de prédation intraguilde chez les arthropodes aphidiphages en agroécosystème (Hemptinne *et al.* 2012), montre l'extrême rareté de la prédation intraguilde vraie (Polis & Holt 1992). L'absence de proies extraguilides (fig.3) conditionnerait la prédation de proies intraguilides (Takahashi 1989 ; Shellhom & Andow 1999), comme cela a été montré chez les acariens prédateurs (Acari : Phytoseiidae) (Provost *et al.* 2005). En effet, dans la plupart des cas, il s'agit seulement d'une prédation interspécifique, les différents prédateurs ne partagent pas les mêmes proies ou pas au même moment. L'omnivorie pourrait aussi être nécessaire à l'existence de prédateurs divers dans les communautés. Les arthropodes prédateurs sont en effet limités en azote dans la nature et pourraient augmenter leurs apports en élargissant leur régime alimentaire vers des prédateurs riches en azote (Denno & Fagan, 2003). Ce complément peut même accroître les performances du prédateur intraguilde sur les proies extraguilides (Matsumura *et al.* 2004). Les effets négatifs de l'IGP ne sont pas universels (Rosenheim & Harmon 2006 ; Costamagna *et al.* 2011) et la simplification artificielle des communautés d'arthropodes, dans les protocoles d'étude, pourrait également fausser les résultats (Rosenheim & Harmon 2006 ; Hemptinne *et al.* 2012).

Tous écosystèmes confondus, les conséquences évolutives de l'IGP restent inconnues. Ingram *et al.* (2012) émettent l'hypothèse que les proies adopteraient une compétitivité supérieure pour les ressources partagées ou encore la capacité à utiliser des ressources alternatives, augmentant potentiellement la régulation des herbivores.

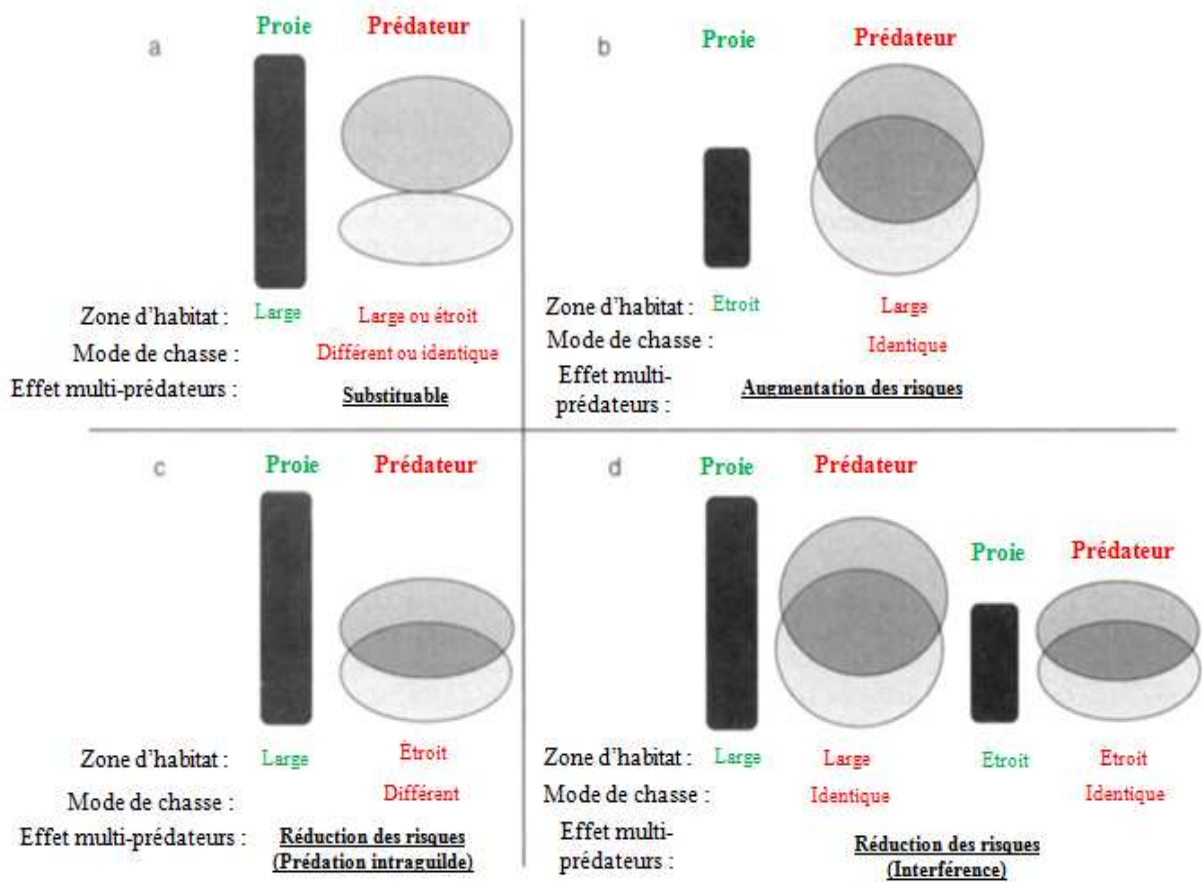


Figure 4 : Prédiction des effets de la présence de prédateurs multiples sur les espèces de proies  
(Traduit de Schmitz 2007).

### **3. Des interactions dépendantes de l'habitat**

L'effet de la diversité des prédateurs sur les interactions trophiques ne peut pas être considéré indépendamment du contexte dans lequel elles se déroulent (Schmitz 2007 ; Tylianakis & Romo 2010). L'identité des proies est importante : en fonction de leur stade de développement, elles ont des comportements particuliers et occupent des niches différentes (notamment pour les insectes holométaboles\*). La complémentarité au sein d'une guildes prédatrice diversifiée permet alors un meilleur contrôle (Wilby et al. 2005). L'habitat a aussi une importance cruciale : sa structure, offrant des refuges potentiels, réduit la force des interactions de prédation intragilde (Ferreira et al. 2011 ; Finke & Denno 2002 ; Finke & Denno 2006). D'après Schmitz (2007), l'effet de la diversité des prédateurs sur les interactions trophiques dépendrait du domaine d'habitats respectifs des espèces prédatrices et des proies, ainsi que du mode de chasse des premières (Schmitz 2007). Le domaine d'habitats correspond à l'étendue de micro-habitats utilisés par une espèce donnée et les prédateurs sont regroupés d'après trois modes de chasse : (i) en embuscade (*sit-and-wait*), le prédateur reste à une position fixe qu'il se soit alimenté ou non, (ii) *sit-and-pursue*, l'animal reste à une position d'alimentation fixe jusqu'à ce que sa proie soit assez proche pour la poursuivre et la capturer, (iii) active, le prédateur rôde continuellement à la recherche d'une proie. L'auteur prédit différents effets des prédateurs multiples en fonction des variations de ces caractéristiques fonctionnelles (fig.4). La diversité des prédateurs pourrait avoir un impact négatif sur les proies si leurs propres domaines d'habitats sont larges. Pour des proies à habitats larges, les prédateurs seraient complémentaires dans l'espace s'ils occupent des niches distinctes, quel que soit leur mode de chasse (fig.4.a). Tandis que les proies à habitats limités seraient confrontées aux effets délétères de prédateurs occupant des niches plus larges qu'elles, prédateurs avec des modes de chasse similaire. Elles n'auraient pas de solution pour s'échapper et les prédateurs s'alimenteraient dans leurs habitats distincts, si les proies s'avèrent absentes (fig.4.b). Au contraire si la proie occupe une niche écologique plus grande que ses prédateurs (fig.4.c), ou si les prédateurs ont des modes de chasse et des habitats communs (fig.4.d), alors prédation intragilde et compétition par interférence réduiraient respectivement le risque de prédation.





#### **4. « Pourquoi le monde est vert ? »**

Les interactions trophiques que les prédateurs entretiennent ne se limitent pas à leur niveau trophique et ceux adjacents, les arthropodes prédateurs interagissent aussi directement ou indirectement avec les producteurs primaires. Comme l'énonce l'hypothèse des cascades trophiques, un niveau trophique peut avoir des effets indirects sur la densité, les traits ou encore les paramètres communautaires (ex. diversité) d'un niveau trophique non adjacent, dans sa globalité ou pour une espèce donnée (Dyer 2008). Elle fut originellement développée par Hairston *et al.* (1960) suite à leur constat que, dans les écosystèmes terrestres, des plantes en grande majorité abondantes et indemnes de détérioration par les herbivores. Hairston *et al.* (1960) soulevèrent alors la question: « *Why the world is green ?* ». Leur réponse est que les populations d'herbivores ne semblent pas limitées en nourriture, mais sont contrôlées par la prédation (« *top-down* »). Il en résulte une augmentation de la productivité primaire par une cascade trophique « *top-down* », qui a été mise en évidence en premier lieu pour des écosystèmes aquatiques (Paine 1980, Power 1990). Puis les études des écosystèmes terrestres ont montré que les niveaux inférieurs régulaient également les niveaux supérieurs, les cascades « *bottom-up* », par les défenses des plantes et la disponibilité en ressource (revue de Dyer 2008).

Plus précisément encore, la diversité à un niveau trophique affecterait aussi la diversité à des niveaux trophiques non adjacents (Dyer & Letourneau 2003). Les impacts de la diversité des prédateurs sur la biomasse végétale (cascade « *top-down* ») sont variés. Une diversité plus grande des arthropodes prédateurs peut altérer la cascade trophique (e. g. la productivité primaire) en augmentant les interactions intraguildes (Denoth *et al.* 2002 ; Finke & Denno 2004). La présence de prédateurs supérieurs peut avoir les mêmes effets (Dyer & Letourneau 1999), voire les effets inverses, et diminuer assez les populations d'herbivores pour augmenter la biomasse des plantes (Moran *et al.* 1996). Cas plus complexes, de multiples prédateurs peuvent modifier la structure des communautés végétales en favorisant des herbivores s'attaquant à l'espèce dominante. En prairie naturelle, les araignées prédatrices réduisent ainsi la densité des populations de sauterelles (Orthoptera) (Schmitz 2003). Dans ce cas, l'espèce dominante est aussi la plus complexe structurellement. L'action indirecte des prédateurs sur la flore structure un habitat moins cryptique pour les proies, favorisant la prédation. Les études approfondies de Schmitz (2006) sur la même communauté, suggèrent un impact positif des prédateurs sur les plantes en terme de diversité (composition et équitabilité) et non en terme de productivité primaire. Les effets indirects des plantes sur les



prédateurs (« *bottom-up* ») sont moins bien connus, la diversité des plantes augmentant l'abondance et la diversité des herbivores et, donc, de leurs prédateurs (Dyer 2008). L'effet de la diversité des plantes sur la diversité des arthropodes prédateurs n'a été mis en évidence que pour une communauté naturelle particulière, associée à un arbuste tropical myrmécophyte : *Piper cenocladum* C.DC. (Piperaceae) (Dyer & Letourneau 2003). Néanmoins, les plantes joueraient le rôle de médiateurs des interactions prédateurs-prédateurs. Plus exactement, des végétations structurellement complexes peuvent modérer la prédation intraguilde en fournissant des refuges pour les proies intraguildes (Finke & Denno 2002 ; Finke & Denno 2006).



## **Références bibliographiques**

- Beare, M. H., Coleman D. C., Crossley D. A., Hendrix P. F., & Odum E. P. (1995). A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant and Soil*, 170, 5-22.
- Cakmak, I., Janssen, A., & Sabelis, M. W. (2006). Intraguild interactions between the predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis*. *Experimental & applied acarology*, 38, 33-46.
- Choh, Y., van der Hammen, T., Sabelis, M. W., & Janssen, A. (2010). Cues of intraguild predators affect the distribution of intraguild prey. *Oecologia*, 163(2), 335-40.
- Costamagna, A. C., Landis, D. A., Difonzo, C. D., Applications, S. E., & Mar, N. (2011). Suppression of Soybean Aphid by Generalist Predators Results in a Trophic Cascade in Soybeans. *America*, 17(2), 441-451.
- Cummins, K.W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 18, 183-206.
- de Bary, A (1879). The Phenomenon of Symbiosis. Karl J. Trubner, Strasbourg.
- Denoth, M., Frid, L., & Myers, J. H. (2002). Multiple agents in biological control: improving the odds? *Biological Control*, 24, 20-30.
- Denno, R. F., & Fagan, W. F. (2003). Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology*, 84(10), 2522-2531.
- Denno, R. F., Mitter, M. S., Langelotto, G. A., Gratton, C., & Finke, D. L. (2004). Interactions between a hunting spider and a web-builder : consequences of intraguild predation and cannibalism for prey suppression. *Ecological Entomology*, 29, 566-577.
- Dyer, L. A. & Letourneau, D. K. (1999). Trophic cascades in a complex terrestrial community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(9), 5072-5076.
- Dyer, L. A., & Letourneau, D. (2003). Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecology Letters*, 6, 60-68.
- Dyer, L. A. (2008). Tropical Tritrophic interactions : Nasty Hosts and Ubiquitous Cascades. In Carson, W. P., & Schnitzer, S. A. (2008). *Tropical Forest Community Ecology* (p. 275).
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J., and McCollum, S. A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology : a conceptual approach. *The American Naturalist* 147: 282-286.
- Ferguson, K. I., & Stiling, P. (1996). Non-additive effects of multiple natural enemies on aphid populations. *Oecologia*, 108, 375-379.
- Ferreira, J. A. M., Cunha, D. F. S., Pallini, A., Sabelis, M. W., & Janssen, A. (2011). Leaf domatia reduce intraguild predation among predatory mites. *Ecological Entomology*, 36(4), 435-441.
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2002). Intraguild predation diminished in complex-Structured vegetation : implications for prey suppression. *Ecology*, 83(3), 643-652.
- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2004). Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 429, 407-410.

- Finke, D. L., & Denno, R. F. (2006). Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia*, 149(2), 265-75.
- Fretwell, S. D. (1977). The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine*, 20, 169-185.
- Gagnon, A.-E., Heimpel, G. E., & Brodeur, J. (2011). The Ubiquity of Intraguild Predation among Predatory Arthropods. *PLoS ONE*, 6(11), 1-7.
- Hairston, N.G., Smith, F.E., & Slobodkin, L.B. (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 94, 421-424.
- Hemptinne, J., Magro, A., Saladin, C., & Dixon, A. F. G. (2012). Role of intraguild predation in aphidophagous guilds. *Journal of Applied Entomology*, 136, 161-170.
- Hurd, L.E., & Eisenberg, R.M. (1990). Arthropod community responses to manipulation of a bitrophic predator guild. *Ecology*, 71, 2107-2114.
- Ingram, T., Svanback, R., Kraft, N. J. B., Kratina, P., Southcott, L., & Schluter, D. (2012). Intraguild predation drives evolutionary niche shift in threespine stickleback. *Evolution*, 1-14.
- Lang, A. (2003). Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia*, 134(1), 144-53.
- Lawton, J.H., & Brown V.K. (1993). Redundancy in ecosystems. In *Biodiversity and Ecosystem Function* (E.D. Schulze, and M.A. Mooney, Eds.), Springer-Verlag, Berlin, Germany, pp. 255-270.
- Loreau, M. (2000). Are communities saturated ? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters*, 3, 73-76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., *et al* (2001). Biodiversity and ecosystem functioning : Current knowledge and future challenges. *Science*, 294(804)
- Losey, J. E., & Denno, R. F. (1998). Positive predator-predator interactions : Enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology*, 79(6), 2143-2152.
- Matsumura, M., Trafelet-smith, G. M., Gratton, C., Deborah, L., Fagan, W. F., & Denno, R. F. (2004). Does intraguild predation enhance predator performance ? A stoichiometric perspective. *Ecology*, 85(9), 2601-2615.
- Menge, B. A., & Sutherland, J. P. (1987). Community Regulation: Variation in Disturbance, Competition, and Predation in Relation to Environmental Stress and Recruitment. *The American Naturalist*, 130(5), 730-757.
- Moran, M. D., Rooney, T. P., Hurd, L. E., & Rooney, T. P. (1996). Top-Down Cascade from a Bitrophic Predator in an Old-Field Community. *Ecology*, 77(7), 2219-2227.
- Morin, P. J. (2011). *Community Ecology*. Second edition, Oxford : Wiley-Blackwell, pp. 407.
- Paine, R. T. (1980). Food webs : Linkage, interaction strength and community infrastructure. *The Journal of Animal Ecology*, 49(3), 666-685.

Petchey, O. L., Casey, T., Jiang, L. et al. 2002. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos*, 99, 231.

Polis GA, Holt RD, 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 151–154.

Polis, G.A., McCormick, S.J. (1987). Intraguild predation and competition among desert competitions. *Ecology*, 68, 332–343

Polis, G. A., Myers, C. A. & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297–330.

Power, M. E. (1990). Effect of fish in river food webs. *Oecologia*, (November), 811-814.

Provost, C., Coderre, D., & Bostanian, N. J. (2005). Impact of intraguild predation and lambda-cyhalothrin on predation efficacy of three acarophagous predators. *Pest management science*, 538, 532-538.

Rosenheim, J. A. (1998). Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual review of Entomology*, 43, 421-447.

Rosenheim, J. A. (2001). Source-sink dynamics for a generalist insect predator in habitats with strong higher-order predation. *Ecological Monographs*, 71(1), 93-116.

Rosenheim, J. A., Glik, T. E., Goeriz, R. E., & Rämert, B., (2004). Linking a predator's foraging behavior with its effects on herbivore population suppression. *Ecology*, 85(12), 3362-3372.

Rosenheim, J. A., & Harmon, J. P. (2006). The influence of intraguild predation on the suppression of a shared prey population: an empirical reassessment. *Trophic and Guild Interactions in Biological Control*, 1-20.

Root, R. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnat catcher. *Ecological Monographs*, 37(3), 17-50.

Schmitz, O. J. (2003). Top predator control of plant biodiversity and productivity in an old-field ecosystem. *Ecology Letters*, 6, 156-163.

Schmitz, O. J. (2006). Predators have large effects on ecosystem properties by changing plant diversity, not plant biomass. *Ecology*, 87(6), 1432-1437.

Schmitz, O. J. (2007). Predator diversity and trophic interactions. *Ecology*, 88(10), 2415-2426.

Schellhorn, N.A. & Andow, D.A. (1999) Mortality of coccinellid (Coleoptera: Coccinellidae) larvae and pupae when prey become scarce. *Environmental Entomology*, 28, 1092–1100.

Sih, A., Englund, G., & Wooster, D. (1998). Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in ecology & evolution*, 13(9), 350-355.

Snyder, W. E., & Ives, A. R. (2003). Interactions between specialist and generalist natural enemies : Parasitoids , predators , and PEA aphid biocontrol. *Ecology*, 84(1), 91-107.

Snyder, W. E., & Wise, D. H. (2001). Contrasting trophic cascades generated by a community of generalist predators. *Ecology*, 82(6), 1571-1583.

Takahashi K, 1989. Intra- and inter-specific predations of lady beetles in spring alfalfa fields. *Japan Journal of Entomology*. 57, 199–203.

Tylianakis, J. M., & Romo, C. M. (2010). Natural enemy diversity and biological control : Making sense of the context-dependency. *Basic and Applied Ecology*, 11(8), 657-668.

Wilby, A., Villareal, S. C., Lan, L. P., Heong, K. L., & Thomas, M. B. (2005). Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecological Complexity*, 30, 497-501.

Whittaker, R. J. (1995). Disturbed island ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 10 , 421-425.

Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : The insurance hypothesis. *PNAS*, 96, 1463-1468.







Partie II :  
Rapport de stage

***Effets des facteurs locaux et paysagers  
sur la diversité des arthropodes prédateurs terrestres  
épigés en verger de manguiers à La Réunion  
(Mascareignes : Océan Indien)***



## ***Résumé***

Connaitre les facteurs régissant la biodiversité des agroécosystèmes est nécessaire pour mieux évaluer ses services potentiels. L'étude vise à mettre en relation la diversité végétale intraparcellaire, mode de pratiques culturale et le contexte paysager avec la diversité des arthropodes prédateurs terrestres en vergers de manguiers. Vingt quatre parcelles ont été étudiées, réparties dans les bassins de production de mangues à La Réunion. Les arthropodes ont été échantillonnés au moyen de pièges à fosses, disposés à l'intérieur des parcelles. Les parcelles ont été regroupées en 4 régimes d'intensité de pratiques, selon la fréquence des traitements phytosanitaires et de gestion des végétaux adventices. Le paysage a été cartographié dans un cercle de 400 m de rayon autour de chaque parcelle, et a permis de distinguer 3 contextes paysagers différents. L'étude révèle que les communautés de prédateurs sont principalement constitués par les fourmis (Hymenoptera : Formicinae) et de 10 familles d'araignées (Araneae). Leur richesse spécifique et leur équitabilité sont influencées par des facteurs à 3 échelles différentes. (1) La diversité végétale intraparcellaire favorise des guildes de prédateurs dont le nombre d'individus par espèce est équitable. (2) Les pratiques agricoles les moins intensives, « biologique » et « modérée », présentent une richesse spécifique plus élevée que celle des pratiques plus intensives : « mixte » et « intensive ». (3) Un contexte paysager hétérogène et fragmenté assure une richesse spécifique élevée des arthropodes prédateurs épigés dans les vergers de manguiers.

Mots clés : biodiversité, arthropodes prédateurs, agroécosystème, manguiers, pratiques agricoles, paysage, La Réunion.

## ***Summary***

The knowledge of factors implicated in agroecosystems diversity is necessary to better evaluate their role. The study will permit to link the within-field plant diversity, the cultural practices and the landscape context with the terrestrial predatory arthropods in mango orchards. Twenty four plots of land distributed within the mango production area have been studied in the Reunion Island. The arthropods have been sampled with pitfall traps disposed inside the orchard. The land plots have been grouped into four groups of practical intensity, according to phytosanitary treatments frequency and management of adventive plants. The landscape has been mapped within a circle of 400 meters around the orchards, which permits to distinguish three different landscape contexts. Furthermore, the study shows that predator communities are mainly composed of ants (Hymenoptera : Formicinae) and ten families of spider (Araneae). The species richness and their equitability are influenced by factors at three different scales. (1) The within-field plant diversity improves guilds of predators whose the number of individuals per specie is equitable. (2) Less intensive agricultural practices, "organic" and "moderating" have a species richness higher than intensives practices: "mixed" and "intensive". (3) A landscape context with good heterogeneity and fragmentation increases the species richness of epigeal predatory arthropods in mango orchards.

Key words: biodiversity, predator arthropods, agroecosystem, mango, agricultural practice, landscape, La Réunion



# **1. Introduction**

Dans un contexte de réduction de l'usage des produits phytosanitaires ([Plan Ecophyto 2018](#)), les services potentiels de la biodiversité dans la gestion des organismes nuisibles deviennent cruciaux. En effet, de nombreuses productions végétales se retrouvent dans des impasses sanitaires et techniques. La culture du manguier (*Mangifera indica* L.) à La Réunion n'échappe pas à la règle, avec une seule molécule active homologuée (lambda-cyhalotrine) alors que des insectes de quatre ordres différents causent des pertes économiques importantes : mouches des fruits et cécidomyies (Diptera), punaise des fleurs (Heteroptera), cochenilles (Hemiptera) et thrips (Thysanoptera). Les agroécosystèmes doivent évoluer pour favoriser la diversité biologique, gage d'écosystèmes plus stables et résilients ([Yachi & Loreau 1999](#)). Cette transition de l'agrochimie à l'agroécologie ([Deguine et al 2008](#)) nécessite un effort de recherche en écologie appliquée à l'agriculture, afin d'évaluer les facteurs régissant la biodiversité fonctionnelle et de mettre en relation la biodiversité et le fonctionnement des agroécosystèmes. Pour les agroécosystèmes tropicaux, comme les vergers de manguiers à La Réunion, le défi est encore plus grand puisque cette diversité n'a pas été caractérisée, contrairement à des cultures de plus grande importance économique (Cacao, Café, Riz).

Dans les vergers de manguiers réunionnais, les arthropodes prédateurs terrestres se déplaçant à la surface du sol (épigés) joueraient un rôle significatif, dans le contrôle des populations d'organismes nuisibles. En effet, deux des principaux ravageurs du manguier réalisent une partie de leur cycle à la surface du sol ([Amouroux et al 2008](#)). Les cécidomyies des fleurs adultes (*Procontarinia mangiferae* Felt ; Cecidomyiidae) émergent du sol durant l'hiver austral pour rejoindre les inflorescences de manguier et y pondre leurs œufs. Après une à deux semaines dans l'inflorescence, les larves tombent au sol pour réaliser la pupaison. Durant la saison chaude, les mouches des fruits (*Bactrocera zonata* Saunders, *Ceratitis capitata* Wied. et *Ceratitis rosa* Krasch ; Tephritidae) effectuent leur développement larvaires dans les mangues, après la ponte des œufs sous l'épiderme du fruit. Les larves quittent ensuite le fruit pour réaliser leur pupaison dans le sol.

Compte tenu de cette problématique, l'objectif de la présente étude est de mettre en relation la diversité des arthropodes prédateurs épigés avec les facteurs influençant la diversité des espèces constituant la guildes. Les facteurs connus comme impactant la diversité des guildes peuvent être différenciés en fonction de leur échelle, des plus proximaux aux plus larges :





les interactions prédateurs-prédateurs, prédateurs-herbivores et prédateurs-plantes au sein des communautés ([Part.I](#)), les facteurs agroécosystémiques, dont les pratiques agricoles et, à plus grande échelle, le paysage. Les interactions intracommunautaires sont impossibles à établir compte tenu des connaissances taxonomiques avant cette étude. Nous focaliserons donc nos travaux selon trois hypothèses : la richesse et la diversité de la guildes étudiée seraient favorisées par :

- (i) *La richesse spécifique de la végétation adventice des vergers.*
- (ii) *Le niveau d'intervention culturale dans l'agroécosystème (Pratiques phytosanitaires, gestions de la végétation adventice).*
- (iii) *L'hétérogénéité et la fragmentation du paysage dans lequel est situé chaque verger.*

Ces différents facteurs, faisant appel à des domaines de compétences variés, nécessitent un état préalable des connaissances en écologie des communautés, en écologie du paysage et en agronomie.

Le pré requis nécessaire à l'étude de la diversité des prédateurs et de leurs services potentiels est la caractérisation de la composition spécifique de la guildes. L'inventaire taxonomique des prédateurs a été réalisé grâce à la méthode classique de piège à fosses (*Pitfall trap*). Ce système de piégeage passif et non sélectif assure de ne pas biaiser les analyses vers certains taxa. L'identification spécifique est aussi délicate, puisque les relevés entomologiques jusqu'alors réalisés à La Réunion ont principalement ciblé les espèces endémiques en milieux naturels ou les insectes d'autres niches écologiques d'agroécosystèmes.

### ***Ecologie des communautés et mesures de la diversité***

La comparaison des communautés nécessite d'évaluer leurs propriétés. De nombreuses mesures et indices ont été développés, mais deux d'entre eux semblent se démarquer. La description la plus simple de diversité des communautés et de leurs sous-ensembles est le nombre total d'espèces présentes : la richesse spécifique ( $S_T$  : [May 1975](#)). Elle fournit un moyen de comparaison entre les communautés, et renseigne également sur le fonctionnement des écosystèmes ([Loreau et al. 2001](#)). Les différentes espèces d'une communauté sont plus ou moins communes ou rares. L'importance de chaque espèce est mesurée par l'équitabilité (*evenness*), la distribution du nombre d'individus selon les espèces. L'indice de diversité de Shannon-Wiener ( $H'$ ) est alors utilisé dans le calcul de l'indice d'équitabilité de Pielou ( $J$ ).



$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \times \ln p_i$$

Où S est le nombre total d'espèces présentes dans l'échantillon, et  $p_i$  est la fraction du nombre total d'individus de l'espèce i dans l'échantillon.

$$J = H' / H_{max}$$

Où  $H'$  est la valeur de la diversité spécifique observée, et  $H_{max}$  la valeur qui serait obtenue si les individus étaient uniformément distribués selon les espèces présentes dans la communauté (soit si la valeur de  $p_i$  était identique pour chaque espèce) (Morin 2011). L'indice d'équitabilité de Pielou peut varier de 0 à 1 : plus il tend vers sa valeur maximale, plus les espèces ont une abondance identique au sein de l'échantillon étudié. La diversité peut aussi être considérée à des échelles géographiques supérieures : par le renouvellement ou le changement de la composition spécifique parmi des communautés ou des sites (diversité  $\beta$ ). Des indices peuvent être utilisés pour comparer des communautés (Jaccard, Sorensen, Morisita-Horn, Bray-Curtis) mais, actuellement, les analyses statistiques multivariées sont privilégiées dans le cadre de ces études (Schowalter 2011).

### ***Ecologie du paysage***

Les vergers de manguiers, comme tous les écosystèmes, sont situés dans une portion d'un territoire plus ou moins hétérogène et ils interagissent dans un ensemble d'écosystèmes : le paysage (Forman & Godron 1981). La mosaïque d'un paysage est issue de la fragmentation d'un habitat continue en des patches de différentes natures et dimensions. La richesse en patches de différentes natures et leur diversité définissent l'hétérogénéité du paysage. Les patches de cet habitat peuvent être considérés comme des « îles » totalement isolées des côtes et des surfaces continentales, en référence à la théorie de la biogéographie des îles (*Island biogeography theory* ; MacArthur & Wilson 1967). Plus précisément, d'après cette théorie des équilibres dynamiques, la richesse spécifique sur une île à un moment donné est le résultat de deux processus dynamiques : l'immigration de propagules et l'extinction de populations. La quantité de l'habitat (la taille des îles) contrôle la présence d'espèces, avec la fragmentation et la distance entre habitats. A contrario, la fragmentation va augmenter la présence de zones de transition écologique entre deux écosystèmes (les écotones), et ainsi être bénéfique aux espèces y vivant (Burel & Baudry 2003). L'habitat naturel originel de nombreuses régions a laissé la place à un paysage dominé par les activités humaines. Burel & Baudry (2003)



recentrent la définition du paysage sur l'occupation et l'utilisation du sol, toujours dans un environnement, avec une hétérogénéité spatiale et temporelle. Contrairement aux habitats naturels, l'agroécosystème étudié représente un habitat dont la fragmentation n'est pas due à sa division en patches de plus petite taille, mais à la création ou à la disparition de patches sous des contraintes économiques et sociologiques (rentabilité des cultures, urbanisation). A l'échelle de l'île de La Réunion, la théorie prédit que la richesse spécifique de nombreux groupes d'animaux et végétaux serait moindre par rapport à des îles de plus grande taille ou à des zones continentales. De surcroît, la forte croissance de l'habitat urbain dans les régions de basses altitudes de l'île, au détriment des espaces agricoles et naturels (Lagabrielle 2003), est susceptible d'affecter les espèces présentes dans les agroécosystèmes.

Les différentes espèces et les différents groupes biologiques et écologiques réagissent de manière variée à la fragmentation et à l'hétérogénéité. Chez les arthropodes des agroécosystèmes, les herbivores, les prédateurs spécialistes et les prédateurs généralistes partageant un même habitat, répondent différemment à sa fragmentation (Bianchi *et al.* 2006 ; Kruess & Tschardtke, 1994 ; Kruess & Tschardtke 2000 ; With *et al.* 2002 ; Zabel & Tschardtke 1998). L'abondance, la richesse spécifique et la diversité des prédateurs sont favorisées par la fragmentation élevée du paysage, sa structure complexe (Elliott *et al.* 1998) et son hétérogénéité (Weibull *et al.* 2003). La méta-analyse de Chaplin-Kramer *et al.* (2011) établit que les prédateurs spécialistes répondent favorablement à la complexité du paysage à une petite échelle (quelques centaines de mètre), alors que les prédateurs généralistes montrent cette réponse quelle que soit l'échelle d'étude. Pour cette étude préliminaire, nous choisirons d'analyser le paysage à une échelle restreinte, correspondant à la surface occupée par plusieurs exploitations agricoles (Weibull *et al.* 2003).

### ***Agronomie***

Les propriétés des agroécosystèmes sont continuellement façonnées par les interventions humaines visant à assurer leur productivité. Les perturbations mécaniques, tout comme la toxicité des produits phytosanitaires insecticides et fongicides appliqués, peuvent être défavorables à la diversité fonctionnelle. Elles conduisent à la mortalité ou l'émigration des espèces prédatrices (Thorbek & Bilde 2004), ou à la destruction de leurs ressources (habitats, disponibilité en proies ; Holland 2004). Dans de nombreux agroécosystèmes, une végétation herbacée spontanée se développe, le phénomène étant favorisé en vergers par l'absence de compétition spatiale avec les arbres fruitiers. Ces plantes présentes sans faire l'objet d'une



production (adventices), constituent par leur structure et leur composition des ressources : habitats et aliments. Néanmoins, elles restent considérées comme des « mauvaises herbes » et font l'objet de traitements herbicides chimiques et de gestion mécanique (fauchage, travail du sol). Les applications d'herbicides peuvent alors réduire le ratio de richesse proies-prédateurs (Lockwood *et al.* 1990). De même que la fréquence de fauchage des couverts végétaux herbacés influence la richesse spécifique des arthropodes prédateurs (Horton *et al.* 2003). Parallèlement, le contrôle des arthropodes nuisibles est réalisé par l'application de substances actives biocides, à spectre large ou sélectif, agissant comme neurotoxiques ou régulateurs de croissance (IGF). La suppression de leurs proies et la toxicité de ces substances peuvent avoir des effets létaux ou sub-létaux sur les arthropodes prédateurs (Desneux *et al.* 2007).

Pour une parcelle, la combinaison de ces différents types de pratiques agricoles définit le système de production, dont l'intensité de gestion augmente avec la quantité et la fréquence des différentes interventions. On peut aussi classer différentes cultures selon leur intensité, en considérant par exemple qu'une prairie (non traitée et non labourée) représente un régime d'intensité plus faible qu'une culture de céréale dont le travail du sol et les intrants ont une occurrence pluriannuelle. L'effet de l'intensité des pratiques sur la richesse spécifique et la diversité des arthropodes dans les agroécosystèmes reste peu connu et dépend de la façon dont cette intensité est considérée. Lorsqu'il s'agit d'un gradient de cultures où les interventions sont plus ou moins fortes, alors une intensité faible semble systématiquement favorable à la présence de nombreuses espèces de prédateurs (Batary *et al.* 2012 ; Downie *et al.* 1999). En revanche, lorsque les études ciblent l'intensité des pratiques pour une même culture, les effets connus des pratiques moins intensives sur la diversité des arthropodes sont favorables (Clough *et al.* 2007a ; Clough *et al.* 2007b ; Cole *et al.* 2002) ou neutres (Clough *et al.* 2005).

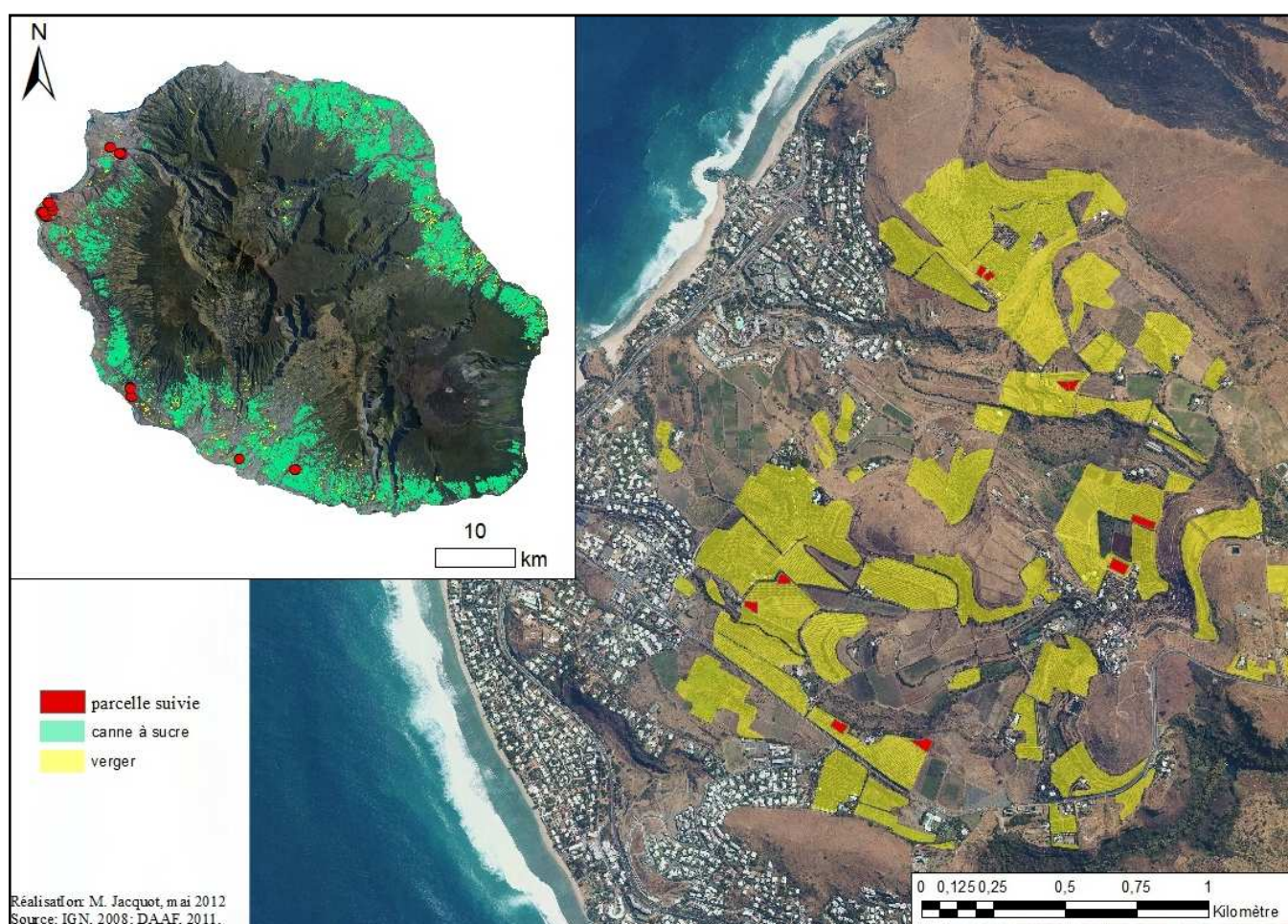




## 2. Matériel et méthode

### 2.1. Localisation l'étude

L'étude a été conduite sur la côte Ouest de l'île de La Réunion, côte sous le vent offrant un climat relativement propice à la culture de la mangue, jusqu'à une altitude de 400m (Vincenot & Normand 2009). La région d'étude s'étend de la commune de Saint-Paul, principale zone de production, aux communes des Avirons et de Saint-Pierre, localités plus urbanisées et dominées par la culture de la canne à sucre. Les vergers de douze exploitations agricoles ont été sélectionnés, relativement à l'importance de la production dans chaque localité (**fig.1**). Pour chacune de ces exploitations, les suivis de la diversité végétale et animale sont effectués sur deux parcelles de tailles voisines, la surface des deux parcelles est comprise entre 900 et 2000 m<sup>2</sup> de superficie.



**Figure 1 : Localisation des parcelles sur l'île de La Réunion, avec en détail le principal bassin de production (Saint-Paul).** Les points rouge sur la carte représentent les différentes exploitations et les polygones rouges correspondent aux parcelles suivies chez les producteurs de Saint-Paul.



Figure 2 : Exemple de couvert végétal adventice d'un verger de manguiers.

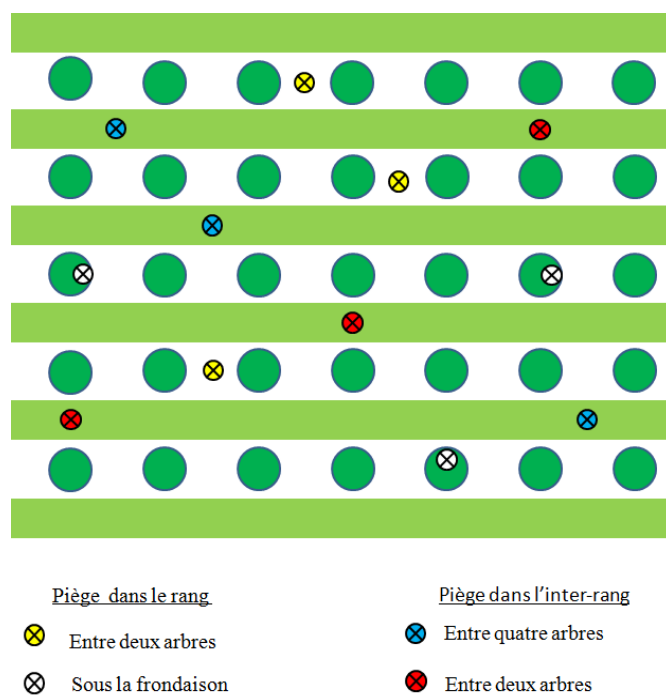


Figure 2 : Schéma de la disposition intraparcellaire des pièges à fosses. Les points verts représentent les manguiers. Les bandes vertes et blanches correspondent respectivement aux inter-rangs enherbés et aux rangs dépourvus de végétation de la majorité des vergers étudiés

## **2.2. Plan d'échantillonnage**

### ***Nature des vergers***

Les vergers de manguiers présentent une hétérogénéité spatiale bimodale prise en compte dans les inventaires floristiques et faunistiques. La conduite de la culture produit une différenciation des zones dites de rang (ligne sur laquelle ont été plantés les arbres) et de l'inter-rang (zone de passage des engins agricoles pour les opérations de travail du sol et pour les traitements phytosanitaires, entre deux rangs) (**fig.2**). Les inter-rangs présentent une végétation adventice dense, entretenue par fauchage, tandis que les rangs sont formés d'un couvert végétal épars par l'application régulière d'herbicide à large spectre (glyphosate : aminophosphate). Selon l'intensité des pratiques, la surface des vergers recouverte par une végétation herbacée dense (le recouvrement) peut être nulle ou totale. Cette hétérogénéité intraparcélaire a été prise en compte dans les échantillonnages animaux et végétaux.

### ***Inventaire des arthropodes épigés***

Le piégeage de la faune a été réalisé au stade phénologique de maturité des fruits des manguiers, entre le 1-7 avril et le 7-14 avril 2012. Dans chaque parcelle suivie, 3 pièges à fosses (*pitfall traps*) ont été répartis selon 4 localisations : dans le rang, sous la canopée et entre deux arbres, dans l'inter-rang entre 4 ou 2 manguiers (**fig.3**). Chaque piège est constitué d'un pot disposé verticalement dans le sol et dont l'extrémité apicale ouverte se situe légèrement en dessous de la surface du sol. Le bord du piège ne doit pas constituer un obstacle pour les arthropodes ciblés, se déplaçant sur le sol. Leur ouverture supérieure de 12 cm de diamètre permet une capture accrue d'individus et de morphotypes ([Borgelt et New 2005](#)). Le piège est protégé des précipitations météorologiques par un toit circulaire en polypropylène alimentaire, sa transparence limite les biais d'une protection opaque en raison des conditions moins chaudes et plus humides qu'il produirait potentiellement. Le diamètre du piège et sa protection, disposé à 15 cm au dessus permet la capture des espèces se déplaçant par le saut ([Brennan et al. 1999](#)). Le liquide de piégeage est constitué de 70% d'eau concentrée à saturation de sel et de 30% de glycérol. Les pièges permettent la conservation des invertébrés piégés durant les 7 jours de piégeage séparant pose et relevé. Une semaine avant les premiers échantillonnages, des pots rigides de même dimension sont disposés aux 12 emplacements des pièges, dans lequel le pot de piégeage est inséré. La perturbation mécanique du sol lors des épisodes de mise en place et de relevé du piège est ainsi évitée.





D'après les inventaires antérieurs, différents ordres d'arthropodes prédateurs ou potentiellement sont présents dans les agroécosystèmes réunionnais : araignées (Araneae ; [Ledoux 2007](#)), coléoptères (Coccinellidae, Carabidae et Staphylinidae ; [Gomy 2000](#)), forficules (Dermaptera ; [Quilici et al. 2003](#)), punaises (Heteroptera ; [Quilici et al. 2003](#)) et fourmis (Hymenoptera : Formicinae ; [Ramage, données non publiées](#)). Sur les 83181 individus récoltés, 65124 ont été identifiés comme appartenant à ces familles. L'expertise taxonomique disponible nous a permis de déterminer au niveau spécifique ou morpho-spécifique 64363 arthropodes. La diversité de la guildes des arthropodes prédateurs terrestres épigés a donc été évaluée sur les espèces de Formicinae, Coccinellidae, Carabidae et les morpho-espèces des différentes familles d'Araneae.

### ***Inventaire floristique***

La richesse spécifique des espèces végétales présente a été mesurée entre le 16 et le 19 mars 2012 pour chaque parcelle. Suite à un recensement sur l'ensemble des parcelles durant le mois de février, identifiant 84 espèces à l'aide de la clé d'identification de Le Bourgeois *et al.* (1999 ; [AdvenRun](#)) (**Annexe I**). Afin que l'effort d'échantillonnage soit similaire entre parcelles, les déterminations ont été réalisées dans 4 quadrats circulaires de 1m<sup>2</sup> disposés aléatoirement ([Stohlgren 2007](#)), pour chacune des deux modalités rang et inter-rang. Les espèces rares, dont la probabilité de présence dans les quadrats est faible, ont été comptées lors des trajets entre chaque quadrat réalisé ([O. Flores](#) ; com. pers.).

### **2.3. Pratiques agricoles**

Les interventions culturales en vergers de manguiers visent à gérer les organismes adventices (plantes) et nuisibles (insectes, bactéries...). Selon les exploitants, la gestion de la végétation adventice va différer en termes de surface et fréquence d'application du glyphosate (de 0 à 100% de la parcelle), ainsi que de la fréquence de fauchage. Les traitements phytosanitaires insecticides et fongicides varient eux aussi, en fonction de la fréquence et de la nature des substances actives utilisés, et selon les contraintes de chaque exploitation. La mesure de l'ensemble de ces variables sur l'année de production 2011-2012 a été effectuée pour regrouper les parcelles selon leur mode de gestion agricole. Notons que sur l'ensemble des parcelles, l'irrigation est réalisée au pied des arbres par un système de goutte à goutte au sol,



tandis que fertilisation et travail du sol sont réalisés seulement lors de la plantation des arbres fruitiers. Ces trois pratiques n'ont pas été prises en compte dans la caractérisation des parcelles.

Contrairement aux méthodes couramment utilisées pour évaluer les pratiques agricoles, nous avons préféré une approche statistique pour regrouper les parcelles, à un classement qualitatif.

#### **2.4. Hétérogénéité et fragmentation du paysage**

L'utilisation du logiciel de système d'information géographique ArcGis et des photographies aériennes IGN de 2008 a permis de cartographier le paysage, à une échelle correspondant à plusieurs exploitations. Avec l'appui d'une vérification *in situ* (mars et avril 2012), les polygones attribuant les différents types de patches ont été dessinés, dans une zone de 400 m de diamètre (zone tampon), autour du centroïde de chacune des 24 parcelles (Weibull *et al* 2003) (Annexe II). Quatre catégories de patches sont distinguables :

- (i) Les éléments naturels rassemblant forêt, haies, ravine (cours d'eau à pente forte formé par une érosion importante, habituellement sec) et les savanes qualifiant les milieux herbacés des zones semi-arides de l'ouest de l'île.
- (ii) Les cultures ont été différenciées finement pour chaque production et même en cas de productions multiples, c'est le cas en vergers de manguiers avec la culture d'autres arbres fruitiers entre les lignes d'arbres.
- (iii) Dans cette étude, les friches sont définies par des surfaces semi-naturelles, telles que d'anciennes parcelles cultivées recouvertes par une végétation spontanée.
- (iv) Enfin, le terme « bâti » qualifie toutes constructions urbaines, les routes, les habitations et leurs jardins.

Les données recueillies ont ainsi permis de calculer les caractéristiques de la matrice paysagère : l'hétérogénéité par la richesse et la diversité des patches, le pourcentage de chacune de ces 4 catégories d'habitat et les zones de transition écologique. Ces dernières correspondent au milieu existant entre deux habitats et ont été calculées comme la somme des périmètres de tous les patches d'une zone tampon, divisée par deux, les limites de chaque patche étant communes avec celles des patches voisins. La fragmentation de l'habitat que nous étudions, c'est-à-dire l'ensemble des vergers de manguiers, a été évaluée avec quatre mesures (Bogaert *et al.* 2000) : la surface totale, la surface moyenne des vergers, le périmètre total des patches et la distance moyenne du verger de manguiers le plus proche (après calcul





de la distance du plus proche voisin pour chaque verger de manguiers), ont été calculés dans chaque zone considérée.

## **2.5. Analyses statistiques**

L'ensemble des données ont été analysées sous le logiciel *R* (version 2.13.2).

### ***Effet de la végétation adventice***

L'effet de la richesse spécifique florale, du recouvrement et de leurs interactions sur la richesse spécifique des prédateurs a été testé par analyse de covariance.

### ***Création de groupes pour les données agronomiques et paysagères***

A partir des variables définissant respectivement les pratiques agricoles et le paysage, les distances euclidiennes entre les parcelles ont été mesurées pour permettre leur regroupement. Le partitionnement a été effectué par une « analyse floue » à l'aide de la fonction *fanny* (module *cluster* ; [Maechler et al. 2005](#)). Cette méthode attribue une probabilité d'appartenance à chaque partition (ou groupe) créée, contrairement aux méthodes dites « dures » assignant chaque objet (dans notre cas les parcelles) à une partition ([Kaufman & Rousseeuw 1990](#)). Elle présente ainsi l'avantage de décrire les situations où un objet se situe à égale distance de plusieurs groupes.

Des partitions à 3, 4 et 5 groupes ont été créées, pour une même catégorie de variables (pratiques agricoles ou paysage). Le partitionnement le plus robuste a été sélectionné grâce à l'indice de Rand corrigé (valeur de 0 à 1), qui évalue la similarité entre deux partitions. On garde le partitionnement avec le plus grand nombre de groupes quand l'indice tend vers 1. Alors que s'il tend vers 0, le partitionnement avec le plus petit nombre de groupes est conservé.

### ***Effet respectif du paysage et des pratiques agricoles***

L'effet de l'appartenance à un groupe sur la richesse spécifique et l'équitabilité de la guilda a été étudié via une analyse de variance. En cas d'effet significatif de l'appartenance à un groupe, un test de comparaison des moyennes multiples (*Tukey*) a été réalisé.

Tous les tests statistiques ont été réalisés au seuil de 5%.

Tableau 1 : Nombre total d'individus ( $n$ ), richesse spécifique ( $S_T$ ) et équitabilité ( $J$ ) d'arthropodes prédateurs et de

Parcelle	Arthropodes prédateurs										Flore
	Hymenoptera		Araneae		Coleoptera				Gilde		<i>Sr</i>
	Formicinae				Carabidae		Coccinellidae				
	<i>n</i>	<i>Sr</i>	<i>n</i>	<i>Sr</i>	<i>n</i>	<i>Sr</i>	<i>n</i>	<i>Sr</i>	<i>Sr</i>	<i>J</i>	
1	947	12	229	20	0	0	1	1	33	0.43	13
2	971	8	441	20	0	0	0	0	28	0.36	18
3	773	11	366	11	0	0	7	3	25	0.44	12
4	4655	11	684	14	0	0	7	2	27	0.33	20
5	1586	8	41	5	0	0	0	0	13	0.09	8
6	257	9	46	5	0	0	0	0	14	0.29	11
7	1487	9	51	10	0	0	0	0	19	0.27	13
8	4000	9	28	13	0	0	0	0	22	0.21	15
9	1008	11	514	13	0	0	1	1	25	0.41	16
10	496	12	286	15	1	1	3	2	30	0.49	13
11	1653	14	531	12	1	1	5	1	28	0.36	17
12	3824	18	413	12	3	2	1	1	33	0.43	17
13	940	11	356	11	0	0	2	1	23	0.43	17
14	1223	12	355	9	0	0	0	0	21	0.32	15
15	126	6	98	3	0	0	2	2	11	0.38	13
16	346	9	248	5	0	0	1	1	15	0.35	21
17	5142	10	68	17	0	0	2	1	28	0.06	0
18	5787	7	30	8	0	0	2	1	16	0.06	0
19	2711	11	519	13	0	0	5	2	26	0.35	12
20	1329	15	276	16	0	0	8	3	34	0.33	15
21	1792	10	285	15	0	0	0	0	25	0.29	8
22	1083	10	82	12	0	0	0	0	22	0.29	27
23	8992	10	504	19	2	2	1	1	32	0.11	13
24	6270	12	464	15	0	0	0	0	27	0.13	8

### **3. Résultats**

#### ***Composition de la guildes de prédateurs***

La guildes des prédateurs terrestres étudiés (**tab.1**) est dominée en termes d'individus par les fourmis avec les deux espèces les plus capturées : *Pheidole megacephala* Fabricius et *Solenopsis geminata* Fabricius. Les araignées ont été capturées en moins grand nombre, mais ce sont les plus diversifiées avec 41 morpho-espèces appartenant à 10 familles : Agelenidae, Clubionidae, Gnaphosidae, Lycosidae, Oxyopidae, Oonopidae, Salticidae, Scytodidae, Theridiidae et Zodariidae. Quatre espèces de Carabidae et trois espèces de Coccinellidae ont pu être identifiées. Les acariens prédateurs (Acari), chilopodes (Myriapoda) et les forficules (Dermaptera) n'ont pas été inclus compte tenu de leurs effectifs restreints.

#### **3.1. Relation entre diversité végétale et diversité des arthropodes**

L'analyse de covariance réalisée dans le but de mettre en évidence l'effet des caractéristiques du peuplement végétal intra-parcellaire (richesse spécifique, recouvrement et interaction richesse\*recouvrement), avec les propriétés de la guildes de prédateurs, ne révèle pas d'effet significatif de la richesse spécifique végétale sur la richesse spécifique des prédateurs terrestres (**tab.2**,  $P > 0.62$ ). De même il n'y a pas d'effet du recouvrement, et de l'interaction entre richesse spécifique et recouvrement, sur l'équitabilité ( $P > 0.30$ ). Par contre, la richesse des espèces végétales adventices en vergers de manguiers a un effet significatif sur l'équitabilité de la guildes étudiée ( $P < 0.005$ ).

**Tableau 2 : Résultats de l'analyse de covariance (au seuil de 5%) réalisées entre les deux propriétés de la guildes d'arthropodes prédateurs (richesse spécifique et équitabilité) et la richesse spécifique ( $S_T$ ), la surface de recouvrement (Recouv.), ainsi que l'interaction richesse spécifique et recouvrement de la communauté végétale adventice. (ddl : degrés de liberté)**

<b>Arthropodes prédateurs</b>	<b>Influence de la flore</b>	<b>ddl</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b>Richesse spécifique</b>	$S_T$	1	0.2551	0.6196
	Recouv.	2	0.0914	0.9130
	$S_T$ *Recouv.	2	0.2606	0.7735
<b>Equitabilité</b>	$S_T$	1	12.431	<b>0.0024 **</b>
	Recouv.	2	1.139	0.3422
	$S_T$ *Recouv.	2	1.274	0.3037

Groupe			Pratique		Parcelles		Couvert végétal			Insecticide						Fongicide						
Groupe	Pratique	Parcelles	Recouvrement (Surface)	Fréquence de fauchage	Traitement herbicide		Insecticide						Fongicide									
					Surface	Fréquence annuelle	Nombre de famille utilisée	Spectre large			Sélectif			Nombre de famille utilisée	Cuivre	Dithiocarbamate	Strobilurine	Triazole				
								IGF	NT	NT	NT	NT	NT									
Mode d'action insecticide																						
1	Biologique	1, 2, 4, 9, 10, 21, 22	90.0	2.71	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
2	Intensive	3, 15, 16	50.0	5.00	50.00	1.00	4.33	0.33	1.33	0.00	3.00	3.00	0.67	0.67	1.33	4.67	0.67	0.00	0.00	0.00		
3	Mixte	5, 6	100.0	3.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	0.00	3.00	3.00	5.00	3.00	0.00	0.00	3.00		
4	modérée	7, 8, 11, 12, 13, 14, 17, 18, 19, 20, 23, 24	44.7	3.17	50.00	0.67	2.33	0.00	0.00	0.50	1.00	3.67	0.17	2.33	1.00	0.33	2.67	0.33	0.00	0.00		

**Tableau 3 : Valeurs moyennes des différentes variables caractérisant les pratiques agricoles en vergers de manguiers, selon les quatre groupes de parcelles définies par l'analyse FAC.** (IGF = Régulateur de croissance ; NT = Neurotoxique). Le recouvrement et la surface de traitement herbicide sont exprimés en pourcentage de la surface des vergers. Le fauchage et les différentes familles de substances actives appliquées sont exprimés en fréquence annuelle.

### **3.2. Effet de l'intensité des pratiques agricoles**

#### ***Partitionnement des données***

L'application de la méthode de regroupement des données sur les 17 variables explicatives a permis de distinguer 4 groupes de parcelles (**tab.3**), conformément à l'indice de Rand corrigé (**Annexe III**).

Le groupe 1 (Agriculture biologique) rassemble les parcelles exploitées avec les méthodes de l'agriculture biologique. Le recouvrement de la parcelle par un couvert végétal dense est presque intégral. En dehors de la récolte, les interventions culturales se résument au fauchage, trois fois par an en moyenne. Le groupe 4 (Agriculture modérée) rassemble la majorité des parcelles : les rangs traités une fois par an par un herbicide, le couvert végétal représente la moitié de la surface du verger. La fréquence du fauchage est d'environ trois fois par an. Plus de 2 familles d'insecticides et une famille de fongicide sont utilisées en moyenne. Il diffère du groupe 2 (Agriculture intensive), par lequel les parcelles reçoivent 4 familles de substances actives insecticides et les traitements fongicides au cuivre sont plus fréquents. Enfin le groupe 3 (Agriculture « mixte ») rassemblant les deux parcelles d'un même exploitant est un cas particulier : la gestion du couvert végétal est typique du groupe 1, tandis que les traitements insecticides sont comparables à l'agriculture conventionnelle et que les traitements fongicides sont très fréquents.

On peut classer ces groupes, des modes de gestion agricoles des plus modérés aux plus intensifs : « agriculture biologique » (1), « agriculture modérée » (4), « agriculture intensive » (2). Les parcelles du groupe 3 sont considérées comme une gestion « mixte », avec un entretien de la végétation de type agriculture biologique et des traitements insecticides et fongicides très intensifs.

#### ***Pratiques agricoles et diversité des arthropodes***

La réalisation du test de *Tukey* (**tab.4**) selon les 4 clusters définis ci-dessus révèle que les parcelles en « agriculture biologique » ont une richesse spécifique significativement supérieure à celles en « agriculture intensive » ( $P = 0.045$ ) et en « agriculture mixte » ( $P = 0.017$ ). La richesse spécifique est aussi plus forte dans les parcelles en agriculture « intensive » que pour les parcelles en agriculture « mixte » ( $P = 0.026$ ). Il n'existe pas de différences significatives en termes d'équitabilité de la guildes de prédateurs entre les différents groupes de pratiques culturales

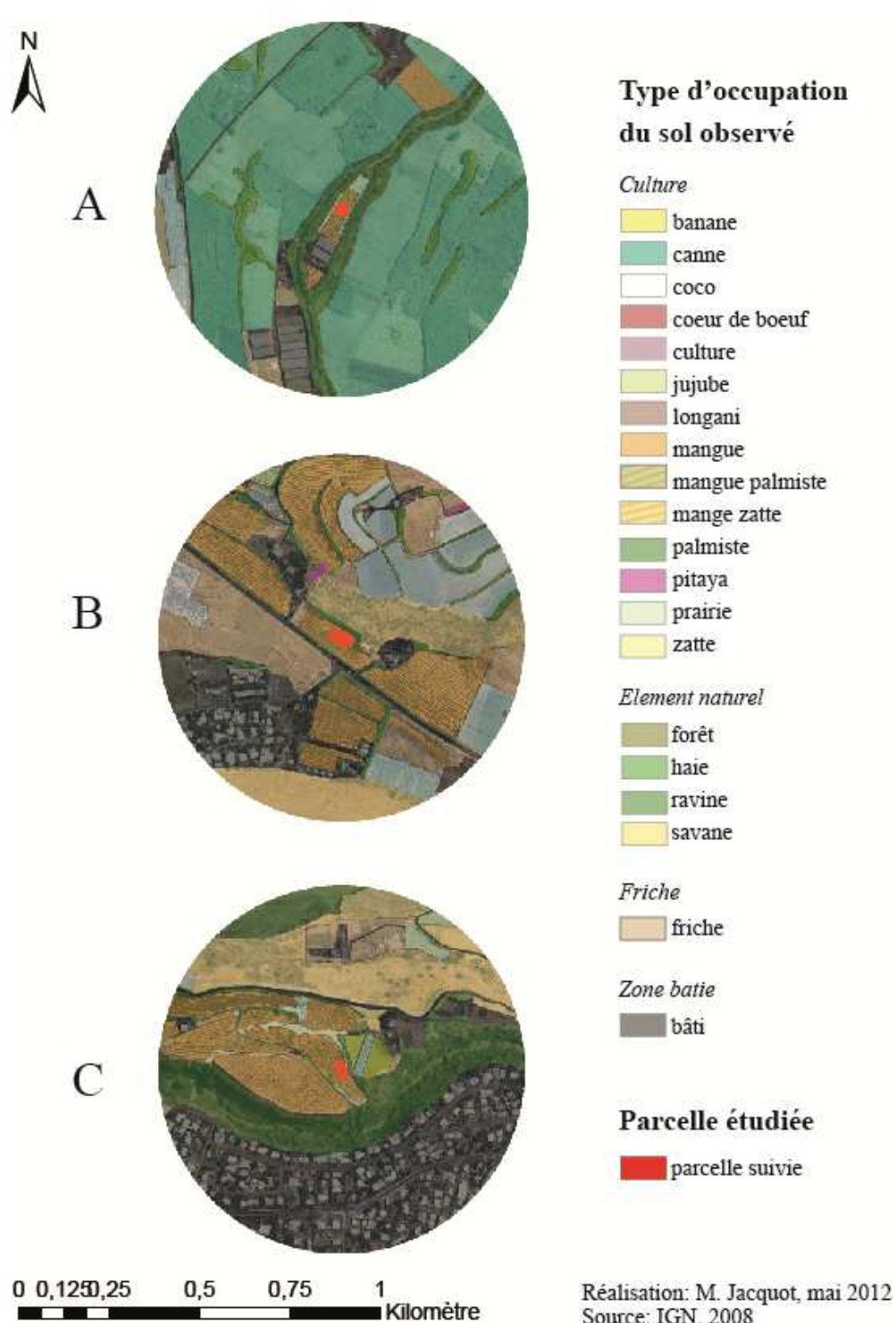


Figure 3 : Exemple de contexte paysager pour 3 parcelles appartenant respectivement aux 3 types de paysage (groupes A (A), groupe B (B) et au groupe (C)).

**Tableau 4 : Résultats du test de comparaison de la richesse spécifique moyenne et de l'équitabilité moyenne des guildes d'arthropodes prédateurs terrestres en fonction les 4 groupes de parcelles formés selon les pratiques agricoles. (test de Tukey, seuil de 5%)**

Arthropodes prédateurs	Groupe	Pratique	Valeur moyenne	Erreur standard	Significativité
<b>Richesse spécifique</b>	1	biologique	27.14	8,4	bc
	2	intensive	17.00	1	c
	3	mixte	13.50	2,8	a
	4	modérée	25.75	3,2	ab
<b>Equitabilité</b>	1	biologique	0.37	0.075	a
	2	intensive	0.39	0.049	a
	3	mixte	0.19	0.139	a
	4	modérée	0.25	0.135	a

### **3.3. Effet du contexte paysager**

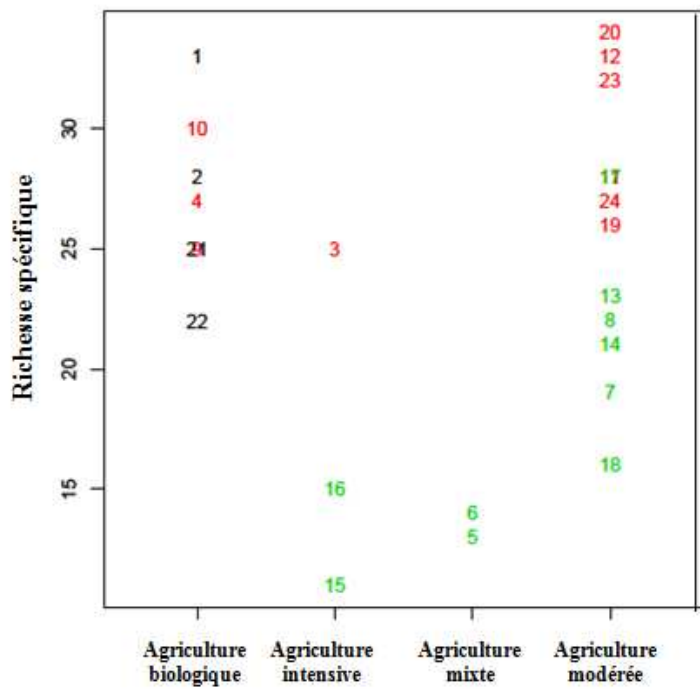
#### ***Partitionnement des données***

Les données des 12 variables ont permis de répartir les parcelles suivies en 3 groupes (**tab.5**), conformément à l'indice de Rand corrigé (**Annexe III**). Les parcelles du groupe A sont en moyenne riches en habitats, avec un paysage dominé par de nombreux habitats cultivés (**fig.3.A**). Les zones de transition écologique sont assez importantes et la fragmentation des vergers de manguiers est élevée. Les vergers de manguiers forment des patches relativement petits et distants les uns des autres. Le groupe B est caractérisé par un paysage très diversifié, les patches de taille relativement réduite fournissent des écotones importants (**fig.3.B**). Eléments naturels et friches occupent chacun plus d'un tiers des surfaces. Malgré une surface élevée en vergers de manguiers, l'habitat est fragmenté en de nombreux patches de taille moyenne. Le groupe C correspond à un paysage peu diversifié, très contrasté par sa composition en patches de grandes tailles (**fig.3.C**). Les proportions moyennes pour les éléments bâtis, cultivés et naturels sont équivalentes. La fragmentation est faible, les vergers de manguiers forment de grands patches relativement proches.

La structure des paysages de types A et B présente une hétérogénéité et une fragmentation supérieure à celles de type C.

**Tableau 5 : Valeurs moyennes des différentes variables caractérisant le paysage dans un cercle de 400 m de rayon, centré sur les centroïdes des parcelles suivies.** La matrice paysagère représente l'hétérogénéité du paysage dans son ensemble. L'habitat correspond aux vergers de manguiers présents dans chaque zone d'analyse paysagère. Toutes les valeurs sont exprimées en mètres à l'exception des surfaces exprimées en mètres carrés.

Groupe	Parcelle	Matrice paysagère							Habitat (vergers de manguiers)			
		Richesse	Equitabilité	Pourcentage des types d'habitats				Ecotones	Distance moyenne de l'habitat le plus proche	Surface totale	Surface moyenne	Périmètre total des patches
				Culture	Friche	Naturel	Bati					
A	1, 2, 9, 10, 21, 22	13.57	0.61	54.41	4.83	22.11	18.65	12454.34	199.67	66890.81	8662.88	4504.10
B	3, 4, 11, 12, 19, 20, 23, 24	14.44	0.61	34.25	12.32	36.67	16.76	20205.45	110.18	115995.64	9665.29	5945.39
C	5, 6, 7, 8, 13, 14, 15, 16, 17, 18	11.25	0.60	32.54	2.99	35.09	29.38	4111.63	104.35	93772.36	11764.40	3659.37



**Figure 4 : « Multidimensional scaling » de la richesse spécifique des arthropodes terrestres en fonction des 4 types de pratiques agricoles.** Les couleurs renseignent sur l'appartenance des parcelles aux groupes de paysages (type A (noir), type B (rouge) et type C (vert)).



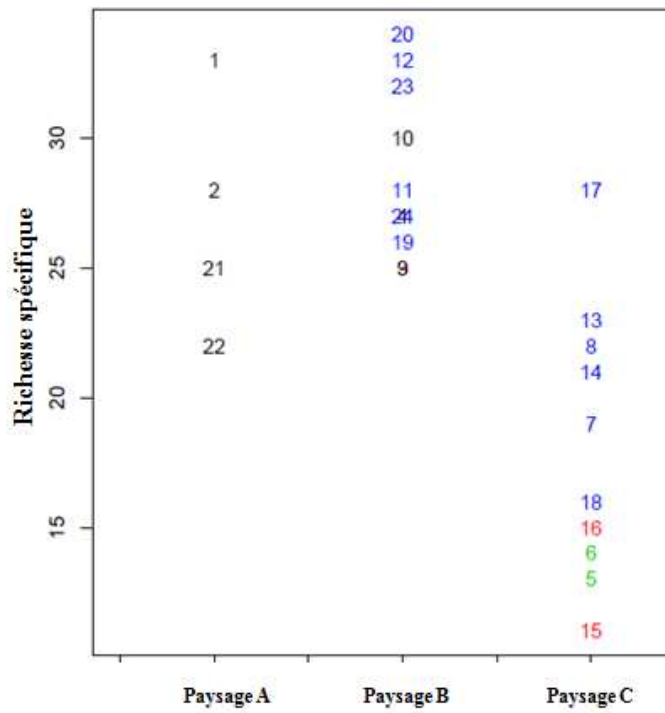
### ***Paysage et diversité des arthropodes***

Les analyses statistiques similaires à celles conduites sur les pratiques montrent que la richesse spécifique des arthropodes prédateurs est différente selon les types de paysage, alors que l'équitabilité de la guildes n'est pas influencée (**tab.6**). La richesse spécifique moyenne des parcelles du groupe C est significativement inférieure à celle du groupe A ( $P < 0.01$ ) et du groupe B ( $P < 0.001$ ).

**Tableau 6 : Résultats du test de comparaison de la richesse spécifique moyenne et de l'équitabilité moyenne des guildes d'arthropodes prédateurs terrestres en fonction des 3 groupes de parcelles formés selon la structure du paysage. (test de Tukey, seuil de 5%)**

Arthropodes prédateurs	Groupe	Valeur moyenne	Erreur standard	Significativité
Richesse spécifique	A	27.0	4.69	a
	B	28.7	3.33	a
	C	18.2	5.31	b
Equitabilité	A	0.34	0.070	a
	B	0.34	0.124	a
	C	0.25	0.134	a

La représentation graphique de la richesse spécifique des prédateurs en fonction des 4 groupes de pratiques agricoles a été complétée en attribuant à chaque parcelle une couleur correspondant à son appartenance à un des trois groupes de contexte paysager (**fig.4**). Elles montrent que les parcelles du groupe B (figurées en rouge), dont la richesse spécifique est significativement plus forte que pour les parcelles du groupe C, correspondent à des parcelles avec différentes intensités de pratiques : agriculture biologique, conventionnelle ou intensive. Les parcelles dans un contexte paysager homogène (groupe C), dont la richesse spécifique est significativement plus faible que dans les deux autres types de paysage plus hétérogène et fragmenté, appartiennent aussi à des intensités agricoles différentes qui ont même en moyenne des richesses spécifiques d'arthropodes prédateurs différentes. Enfin les parcelles du groupe A et leur richesse moyenne plus élevée correspondent toutes à des parcelles en agriculture biologique dont la richesse est significativement supérieure à deux modes de gestion agricole plus intenses.



**Figure 5 : « Multidimensional scaling » de la richesse spécifique des arthropodes terrestres en fonction des 4 types de pratiques agricoles.** Les couleurs renseignent sur l'appartenance des parcelles aux groupes de paysages (biologique (noir), intensive (rouge), mixte (vert) et modérée (bleu))

De façon réciproque, la représentation graphique de la richesse spécifique des prédateurs en fonction des 3 groupes de contexte paysager a été complétée en attribuant à chaque parcelle une couleur correspondant à son appartenance à un des quatre groupes de pratiques agricoles (**fig.5**). La diversité des pratiques au sein du paysage de type C est marquée.



## **4. Discussion**

### ***La richesse spécifique des plantes favorise l'équitabilité de la guildes de prédateurs***

La présence d'une végétation adventice peu diversifiée dans les vergers de manguiers réunionnais favorise un déséquilibre dans la guildes de prédateurs terrestres. La diversité est réduite par la dominance de certaines espèces prédatrices. Une étude en agroécosystèmes de caféier a montré des résultats similaires : une baisse significative de la diversité des espèces de fourmis ( $S_T$ ,  $H'$  et  $J$  ; cf. **Part.II.1**) avec la baisse de la diversité végétale ([Perfecto & Snelling 1995](#)). Mais dans notre cas, il est intéressant de noter que la richesse en espèces végétales influence significativement l'équitabilité entre espèces arthropodes et non la richesse spécifique. La surreprésentation de certaines espèces prédatrices, par rapport aux autres, pourrait avoir plusieurs causes possibles.

Une végétation diversifiée offre une structure plus complexe qui limiterait les interactions intraguildes (**Part.I**), ou permettrait aux prédateurs les moins compétitifs de trouver des ressources alternatives, autant de processus limitant la présence d'espèces dominantes.

A l'inverse, la présence d'une espèce fortement compétitrice pourrait exclure des espèces prédatrices efficaces dans le contrôle du ou des herbivores, simplifiant ainsi la communauté végétale. Dans les vergers de manguiers réunionnais, ce phénomène pourrait être imputable à deux espèces de fourmis invasives : *Pheidole megacephala* Fabricius et *Solenopsis geminata* Fabricius. Leur dominance dans les habitats qu'elles envahissent est attribuée à leurs capacités exceptionnelles de prédation ([Dejean et al. 2007](#)). Elles impactent alors la diversité des autres prédateurs ([Vanderwoude et al. 2000](#)), par la compétition directe et la prédation intraguildes ([Holway et al. 2002](#)). L'abondance de la « fourmi de feu » *S.geminata* est même connue pour être plus faible si l'abondance des autres insectes prédateurs est plus faible ([Perfecto & Vandermeer 1996](#)).

### ***L'intensité des pratiques agricoles affecte la richesse spécifique des prédateurs***

Dans notre étude, les vergers de manguiers en agriculture « biologique » possèdent une richesse spécifique de prédateurs terrestres épiques supérieure aux parcelles en agriculture plus intensives (29): « intensive » et « mixte » (respectivement 17 et 13,5). Ce résultat concorde avec les connaissances concernant les principaux membres de la guildes étudiée. L'intensification des pratiques agricoles en agroécosystèmes tropicaux (Cacaoyer, Caféier) est connue pour diminuer la richesse et la diversité des espèces de fourmis fourrageant



au sol (Philpott & Armbrrecht 2006). Les résultats sont plus contrastés dans les études ciblant les araignées, composante importante de la richesse de notre guilda (tab.1), alors que des effets positifs sur la richesse spécifique sont connus lors de la considération de l'intensité dans un gradient de cultures différentes (Batary et al. 2012 ; Downie et al. 1998). Au sein d'un même type d'agroécosystème tempéré géré de manières différentes, une intensité agricole croissante aurait des effets positifs (Tahir et al. 2009), ou une absence d'effet (Clough et al. 2005) comme dans notre cas entre les pratiques dites « biologiques » et « modérées ».

La richesse spécifique faible (13,5 en moyenne) des parcelles en agriculture « mixte », significativement inférieure à celle en agriculture « modérée » (25.75 en moyenne), pourrait être informatrice. En effet, malgré un couvert végétal important, les traitements insecticides et fongicides plus fréquents en agriculture « mixte » seraient défavorables aux espèces prédatrices.

### ***Un paysage hétérogène et fragmenté est favorable à la richesse spécifique des prédateurs***

Les types de paysages hétérogènes et fragmentés, comportant donc des zones importantes de transition écologique, sont bénéfiques à la richesse spécifique des arthropodes prédateurs terrestres dans les vergers suivis. Ils présentent en moyenne 24,5 et 29 espèces de prédateurs, alors que les localités où l'utilisation anthropique de l'espace engendre un paysage plus homogène, avec de grands patches, ont une richesse spécifique moyenne plus faible (19). Cet effet est concordant avec la méta-analyse de Bianchi et al. (2006), révélant que dans 74% des études la plupart des populations d'arthropodes prédateurs sont fortement influencées par un paysage complexe, fragmenté et possédant une grande proportion d'habitats non cultivés. L'effet est connu plus en détail pour les ordres d'arthropodes présents dans les vergers de manguiers. Un paysage hétérogène, avec une forte proportion d'habitats non cultivés, assure une richesse spécifique élevée des araignées en culture tempérée (Schmidt et al. 2008) et des fourmis en cultures de caféier (Perfecto & Vandermeer 2002). Dans notre cas, cette importance des habitats non cultivés (friches et habitats naturels) n'est pas discernable de l'influence des autres variables sur lequel le partitionnement a été conduit.

Il est intéressant de noter que le paysage, dans lequel se situent les parcelles de manguiers suivies, pourrait influencer plus la richesse spécifique des prédateurs terrestres que l'intensité des pratiques au sein de ces mêmes parcelles.





Les guildes d'arthropodes prédateurs épigés des vergers situés dans un paysage homogène (type C) ont une richesse spécifique plus faible que les autres (**fig.2**), comme mentionné plus haut. Or les parcelles aux pratiques « intensives » et « mixtes » appartiennent en majorité à ce groupe dont les pratiques semblent déterminer une richesse spécifique moyenne significativement plus faible que les parcelles en agriculture « biologique ». Ces parcelles au mode d'agriculture le moins intensif qui se trouvent également dans un paysage de type A, dont la richesse spécifique est en moyenne plus grande que pour le type C. D'après la présente étude, il est impossible de discerner l'effet du paysage de celui de l'intensité des pratiques pour les parcelles du groupe A : les conclusions apportées sur l'impact des pratiques agricoles sont donc à modérer. Comme le soulignent des études en agroécosystèmes tempérés, il est nécessaire de considérer la relation entre les pratiques agricoles et les caractéristiques du paysage (Aviron *et al.* 2005 ; Tschardtke *et al.* 2007). Des paysages structurellement complexes pourraient même compenser les effets contraires des pratiques locales très intensives (Tschardtke *et al.* 2005).

### ***Perspectives: augmenter la résolution***

Mieux comprendre comment les communautés végétales affectent la diversité des prédateurs, par les ressources nutritives et d'habitats qu'elles représentent, nécessite une caractérisation plus fine de ce niveau trophique. Les mesures du pourcentage de recouvrement de chaque espèce à l'intérieur de quadrats, permettraient d'établir leur équitabilité (Rich *et al.* 2005), ainsi que leur diversité structurelle et fonctionnelle (Petchey & Gaston 2005). La manipulation de ces propriétés dans des expériences en laboratoire permettrait ensuite d'évaluer leurs impacts sur les interactions prédateurs-prédateurs et prédateurs-proies.

La richesse en arthropodes n'est pas significativement influencée par la richesse en plantes, tandis que leur équitabilité n'est influencée ni par le type de pratique ni par le paysage. Ces résultats pourraient refléter la nature quantitative des deux mesures utilisées. Une mise en relation plus précise des propriétés de la guildes avec différents facteurs agroécosystémiques nécessite une approche concernant les réseaux trophiques. Les approches taxonomiques peuvent limiter les informations relatives à la fonction des individus. Au sein de la guildes, les individus d'espèces prédatrices distinctes peuvent avoir des fonctions identiques ; de même les individus d'une même espèce présentent des variations dans leur comportement et leur impact sur les proies (Sih *et al.* 1998). Pour tenir compte de cette variabilité, Sih *et al.* (1998)



proposent de considérer les types de prédateurs en *espèces trophiques*, chacune rassemblent les différents individus en fonction de leur régime alimentaire (leur proie) et de leur prédateurs. Connaître qualitativement la nature de ces interactions trophiques au sein des communautés fait appel aux outils moléculaires. Les analyses génétiques (PCR) et immunologiques (ELISA) des contenus intestinaux des arthropodes sont classiquement utilisées (Eskelson *et al.* 2011 ; Juen *et al.* 2011), avec une efficacité similaire (Fournier *et al.* 2008). Les espèces trophiques pourraient ainsi être classées selon leur degré de spécialisation ou d'omnivorie. Puis l'utilisation de la méthode des isotopes stables permettrait d'évaluer la force des interactions des prédateurs généralistes, en révélant la part relative de chaque proie dans le régime alimentaire des prédateurs (McNabb *et al.* 2001).



## **Conclusion**

Notre étude à échelles multiples révèle que : (1) la richesse spécifique des plantes favorise l'équitabilité de la guildes de prédateur, (2) l'intensité des pratiques agricoles affecte la richesse spécifique des prédateurs, (3) un paysage hétérogène et fragmenté est favorable à la richesse spécifique des prédateurs.

C'est la première étude de ce genre en agroécosystèmes à La Réunion, et également la première de ce genre en culture de manguiers. Qui plus est, à notre connaissance, il s'agit de la première mise en évidence des effets de facteurs locaux et paysagers sur la diversité d'une même guildes d'arthropodes prédateurs terrestres pour un agroécosystème tropical. Comme pour les études en zones tempérées, notre étude souligne l'importance de la qualité de l'habitat, d'une forte diversité végétale, des pratiques agricoles, et du contexte paysager.

L'impact favorable des facteurs locaux sur la diversité des ennemis naturels aux ravageurs des manguiers justifie les perspectives de lutte biologique de conservation, dans le cadre d'une approche agroécologique (Deguine *et al.* 2008). En effet, ce moyen de contrôle des organismes nuisibles vise à favoriser l'abondance et la diversité des communautés de leurs ennemis naturels par l'aménagement d'habitats dans les cultures et à leur proximité (Straub *et al.* 2008). Mais l'échec ou la réussite de ces pratiques ne doivent pas être considérés sans le contexte paysager dans lequel elles sont réalisées. Les modes de gestion agricole devraient même être repensés à travers une échelle d'action plus large.

Tout cela n'est envisageable que par des études approfondies des interactions qui existent entre les arthropodes prédateurs et les facteurs à différentes échelles.



## ***Références bibliographiques***

Amouroux P., Normand F., & Vincenot D. (2009). Le raisonnement de la conduite du verger. In Guide de la production intégrée de mangues à la Réunion. Montpellier : CIRAD, 75-104.

Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., & Schermann, N. (2005). Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108(3), 205-217.

Batáry, P., Holzschuh, A., Orci, K. M., Samu, F. & Tschardtke, T. (2012). Responses of plant, insect and spider biodiversity to local and landscape scale management intensity in cereal crops and grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 146, 130-136.

Bianchi, F. J. J. A., Booij, C. J. H., & Tschardtke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society*, 273, 1715-1727.

Bogaert, J., Van Hecke, P., van Eysenrode, D. S. & Impens, I. (2000). Landscape fragmentation assessment using a single measure. *Wildlife Society Bulletin*, 28, 875–881.

Bogya, S., & Markó, V. (1999). Effect of pest management systems on ground-dwelling spider assemblages in an apple orchard in Hungary. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 73(1), 7-18.

Borgelt, A., & New, T. R. (2005). Pitfall trapping for ants (Hymenoptera, Formicidae) in mesic Australia: the influence of trap diameter. *Journal of Insect Conservation*, 9(3), 219-221.

Brennan, K. E. C., Majer, J. D., & Reygaert, N. (1999). Determination of an optimal pitfall trap size for sampling spiders in a Western Australian Jarrah forest. *Journal of Insect Conservation*, 3, 297-307.

Burel, F., & Baudry, J. (2003). *Landscape Ecology : Concepts, Methods and Applications*. Enfiel : Science Publishers, Inc. p. 352

Tahir, H. M., Butt, A. & Sherawat, S. M. (2009). Foraging strategies and diet composition of two orb web spiders in rice ecosystems. *Journal of Arachnology*, 37, 3, 357-362.

Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M. E., Blitzer, E. J., & Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology letters*, 1-11.

Clough, Y., Kruess, A., & Tschardtke, T. (2005). Organic versus conventional arable farming systems: Functional grouping helps understand staphylinid response. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118 (1–4), 285–290.

Clough, Y., Kruess, A., & Tschardtke, T. (2007). Local and landscape factors in differently managed arable fields affect the insect herbivore community of a non-crop plant species. *Journal of Applied Ecology*, 44, 22-28.

Clough, Y., Holzschuh, A., Gabriel, D., Purtauf, T., Kleijn, D., Kruess, A. & Steffan-dewenter, I., et al. (2007). Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. *Journal of Applied Ecology*, 804-812.

Cole, L. J., McCracken, D. I., Dennis, P., Downie, I. S., Griffin, A. L., Foster, G. N., Murphy, K. J., et al. (2002). Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 93 (1-3), 323-336.

Costamagna, A. C., & Landis, D. A. (2006). Predator Exert Top-down Control of Soybean Aphid Across a Gradient of Agricultural Management Systems. *Ecological Applications*, 16(4), 1619-1628.

Chen, Y.-C., Kafle, L., & Shih, C.-J. (2011). Interspecific Competition between *Solenopsis invicta* and Two Native Ant Species, *Pheidole fervens* and *Monomorium chinense*. *Journal of Economic Entomology*, 104 (2), 614-621.

Cutler, G. C., Scott-Dupree, C. D., Tolman, J. H., & Harris, C. R. (2006). Toxicity of the insect growth regulator novaluron to the non-target predatory bug *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control*, 38(2), 196-204.

David, A. H., Lori, L., Suarez, A. V., Tsutsui, N. D. & Case, T. J. (2002). The Causes and Consequences of Ant Invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 181-233.

Deguine, J.-P., Ferron P. & Russell D. (2008). Protection des cultures, de l'agrochimie à l'agroécologie. Versailles : Edition Quae. (p. 187).

Dejean, A., Kenne, M. & Moreau, C. S. (2007) Predatory abilities favour the success of the invasive ant *Pheidole megacephala* in an introduced area. *Journal of Applied Entomology*, 131, 9-10.

Desneux, N., Decourtye, A., & Delpuech (2007). The Sublethal Effects of Pesticides on Beneficial Arthropods. *Annual Review of Entomology*, 52, 81-106.

Downie, I.S., Wilson, W.L., Abernethy, V.J., McCracken, D.I., Foster, G.N, Ribera, I., Waterhouse, A. & Murphy, K.J. 1999. The Impact of different agricultural land-uses on epigeal spider biodiversity in Scotland. *Journal of Insect Conservation*, 3, 273-286.

Elliott, N. C., Kieckhefer, R. W., Lee, J.-H., & French, B. W. (1998). Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecology*, 14, 239-252.

Epstein D. L., Zack R. S., J. F. Brunner, L. G., & Brown J. J. (2000). Effects of Broad-Spectrum Insecticides on Epigeal Arthropod Biodiversity in Pacific Northwest Apple Orchards. *Environmental Entomology*, 29(2), 340-348

Eskelson, M. J., Chapman, E. G., Archbold, D. D., Obrycki, J. J., & Harwood, J. D. (2011). Molecular identification of predation by carabid beetles on exotic and native slugs in a strawberry agroecosystem. *Biological Control*, 56, 245-253.

Eyre, M. D., Labanowska-Bury, D., Avayanos, J. G., White, R., & Leifert, C. (2009). Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in an intensively managed vegetable crop landscape in eastern England. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 131(3-4), 340-346.

Fournier, V., Hagler, J., Daane, K., León, J. D., & Groves, R. (2008). Identifying the predator complex of *Homalodisca vitripennis* (Hemiptera : Cicadellidae) : a comparative study of the efficacy of an ELISA and PCR gut content assay. *Oecologia*, 157, 629-640.

Forman, R.T.T., & Godron, M. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *Bioscience*, 31, 730-740.

Gomy, Y. (2000). Nouvelle liste chronologique des coléoptères de l'archipel des Mascareignes. Saint-Denis : Société réunionnaise des amis du Muséum. p. 140.



Holland, J. (2004). The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103(1), 1-25.

Horton, D. R., Broers, D. A., Lewis R. R., Granatstein, D., Zack, R. S., Unruh, T. R., Moldenke A. R., & Brown, J. J. (2002). Effects of mowing frequency on densities of natural enemies in three Pacific Northwest pear orchards. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 106, 2, 135-145.

Hummel, R. L., Walgenbach, J. F., Hoyt, G. D., & Kennedy, G. G. (2002). Effects of vegetable production system on epigeal arthropod populations. *Agriculture*, 93, 177-188.

Huusela-Veistola, E. (1996). Effects of pesticide use and cultivation techniques on ground beetles (Col., Carabidae) in cereal fields. *Ann. Zool. Fennici*, 33, 197-205.

Juen, A., Hogendoorn, K., Ma, G., Schmidt, O., & Keller, M. A. (2011). Analysing the diets of invertebrate predators using terminal restriction fragments. *Journal of Pest Science*.

Kaufman, L., & Rousseeuw, P.J. (1990) Finding Groups in Data: An Introduction to Cluster Analysis. Wiley, New York.

Kruess, A., & Tscharntke, T. (1994). Habitat Fragmentation, Species Loss, and Biological Control. *Science*, 264(5165), 1581-1584.

Kruess, A., & Tscharntke, T. (2000). Species richness and parasitism in a fragmented landscape : experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia*, 129-137.

Le Bourgeois T., Jeuffrault E., Fabrigoule S., Blanchard E., Carrara A., Lefèvre H., Marnotte P., Pas N., Picard E., Trémel L., & Wuster G., (1999). AdvenRun : Principales mauvaises herbes de La Réunion : description herbicides. Montpellier, France, CIRAD, 123 p.

Ledoux, J.-C. (2007). Araignées de l'île de La Réunion : II. Salticidae. *Revue arachnologique*. 17, 9-34.

Lagabriele E. (2003), Télédétection des changements et SIG : application à l'étude de l'évolution des modes d'occupation des sols à la Réunion entre 1989 et 2002, AgroParisTech.

Lockwood, J. A., Christiansen T. A., & Legg, D. E. (1990). Arthropod Prey-Predator Ratios in a Sagebrush Habitat: Methodological and Ecological Implications. *Ecology*, 71, 996-1005.

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., et al. (2001). Biodiversity and Ecosystem Functioning : Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294, 804-808.

MacArthur RH, & Wilson, E. O. (1967). The theory of island biogeography. Princeton : Princeton University Press.

Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., & Hubert, M. (2005). Cluster Analysis Basics and Extensions (non publié)

May, R. M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. In *Ecology and evolution of communities*. Cambridge : Harvard Univ. Press, 81-120.

McNabb, D. M., Halaj, J. & Wise, D. H. (2001). Inferring trophic positions of generalist predators and their linkage to the detrital food web in agroecosystems: A stable isotope analysis. *Pedobiologia*, 45(4), 289-297.

Morin, P. J. (2011). Community Ecology. Seconde edition, Oxford : Wiley-Blackwell, pp. 407.

Perfecto I. & Snelling R. (1995). Biodiversity and the Transformation of a Tropical Agroecosystem: Ants in Coffee Plantations. *Ecological Applications*, 5 (4), 1084-1097.

Perfecto I. & Vandermeer, J.(1996). Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia*, 108(3), 577-582.

Perfecto I. & Vandermeer, J. (2002). Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conserv. Biol.*, 16, 174–182.

Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2005). Functional diversity ( FD ), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411.

Philpott, S. M., & Armbrrecht, I. (2006). Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology*, 31, 369–377.

Prieto-Benítez, S., & Méndez, M. (2011). Effects of land management on the abundance and richness of spiders (Araneae): A meta-analysis. *Biological Conservation*, 144(2), 683-691.

Quilici, S., Vincenot, D. & Franck, A. (2003). Les auxiliaires des cultures fruitières à l'île de la Réunion. CIRAD Ed., p 168.

Schmidt, M. H., Thies, C., & Nentwig, W. (2008). Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 35, 157-166.

Schowalter, T. D. (2011). Insect Ecology, An Ecosystem Approach. Third edition. London : Elsevier, pp. 633.

Sih, A., Englund, G., & Wooster, D. (1998). Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in ecology & evolution*, 13(9), 350-355.

Stašiov, S., Uhorskaiová, L., Svitok, M., Hazuchová, L., Vician, V., & Kočík, K. (2011). Influence of agricultural management form on the species structure of harvestman (Opiliones) communities. *Biologia*, 66(1), 149-155.

Stohlgren, T. J. (2007). Measuring Plant Diversity. New York: Oxford University Press. p. 389.

Thorbek, P. & Bilde T. (2004). Reduced Numbers of Generalist Arthropod Predators after Crop Management. *Journal of Applied Ecology*, 41(3), 526-538.

Tscharntke, T., Bommarco, R., Clough, Y., Crist, T., Kleijn, D., Rand, T., Tylianakis, J., et al. (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, 43(3), 294-309.

Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8), 857-874.

Vanderwoude C., De Bruyn, L. A. L. & House A. P. N. (2000). Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, *Pheidole megacephala*. *Austral Ecology*, 25(3) 253–259.

Vincenot, D. & Normand, F. (2009). Le raisonnement de la conduite du verger. In Guide de la production intégrée de mangues à la Réunion. Montpellier : CIRAD. p. 121.

Weibull, A. C., Ostman, O., & Granqvist, A. (2003). Species richness in agroecosystems : the effect of landscape , habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation*, 12, 1335-1355.

With, K. A., Pavuk, D. M., Worchuck, J. L., Oates, R. K., & Fisher, J. L. (2002). Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications*, 12, 52–65.

Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : The insurance hypothesis. *PNAS*, 96, 1463-1468.

Zabel, J., & Tschardtke, T. (1998). Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially ? *Oecologia*, 116, 419-425.

### **Analyses statistiques**

R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.



## **Annexe I**

Consignes de réalisation du mémoire de stage et de la soutenance orale  
M2R « Sciences de l'insecte », Université de Tours (année universitaire 2011-2012).

### **RAPPORTS:**

Vous devrez envoyer un seul document, dont le rapport bibliographique sera à l'avant et clairement séparé du rapport de stage.

**1) Rapport bibliographique :** il devrait comprendre environ 10 pages de texte  $\pm 2$  pages (interligne 1,5, taille de police 11-12), plus tables ou graphes sur le cote verso. Le sujet du rapport bibliographique doit être établi en accord avec votre responsable de stage. De manière générale, il doit présenter la problématique ou le cadre théorique autour de la question particulier analysée pendant le stage.

**2) Rapport de stage:** pareil en ce qui concerne le format, mais d'environ 20 pages de texte ( $\pm 2$  pages). Vous pouvez séparer le texte en sections, par exemple: introduction, matériels et méthodes, résultats et discussion.

La bibliographie et les annexes que vous considérez nécessaires pourront être considérées comme des pages supplémentaires, ne pas comptés parmi les 10 ou 20.

Il faudra nous envoyer une version PDF par email **et** 4 copies en papier pour le 30 [mai 2012](#) (date limite du cachet de la poste).

### **SOUTENANCES :**

Les soutenances se dérouleront le [vendredi 15 juin](#) dans la Salle de Thèses L0130 du bâtiment L. Les exposées concerneront uniquement le travail de stage (pas le rapport bibliographique). Cependant, les membres du jury pourront poser des questions concernant les deux rapports. La durée des exposées est fixée en 12 minutes + 10 minutes pour répondre aux questions posées par le jury. Les règles établissent qu'elles doivent avoir lieu en langue française.

Modalité de présentation: devant le Jury, le reste des étudiants et le public en générale. Les maîtres de stages, parents et d'autres personnes seront les bienvenues, mais leur présence n'est pas obligatoire. Uniquement les membres du Jury auront le droit à poser des questions et d'être présentes pendant la délibération.

### **Claudio Lazzari**

Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte  
Faculté des Sciences et Techniques  
Université François Rabelais  
Avenue Monge - Parc Grandmont  
37200 Tours - France



# Annexe II

## Inventaire de la flore des 24 parcelles suivies en vergers de manguiers

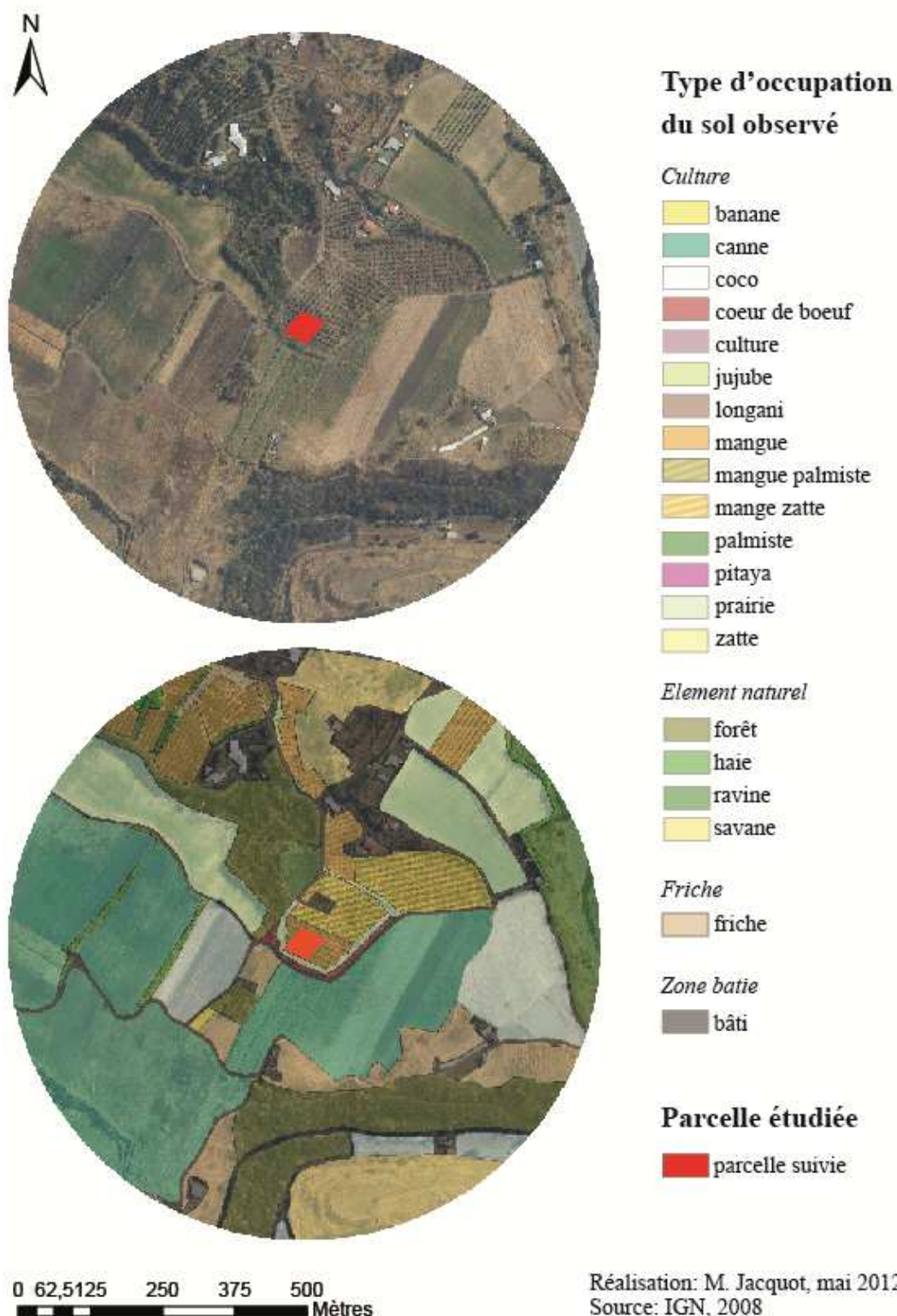
Parcelle	Génère/espèce	Famille	Dicotylédone
1	<i>Amaranthus viridis</i>	amaranthaceae	
2	<i>Mangifera indica</i>	anacardiaceae	
3	<i>Schinus terebinthifolius</i>		
4	<i>Centellea asiatica</i>	apiaceae	
5	<i>Ageratum conyzoides</i>	asteraceae	
6	<i>Bidens pilosa</i>		
7	<i>Conyza sp.</i>		
8	<i>Conyza sumatrensis</i>		
9	<i>Fragaria vesca</i>		
10	<i>Parthenium hysterophorus</i>		
11	<i>Tridax procumbens</i>		
12	<i>Vernonia cinerea</i>		
13	<i>Heliotropium amplexicaule</i>	boraginaceae	
14	<i>Stellaria media</i>	caryophyllaceae	
15	<i>Ipomoea ericarpa</i>	convolvulaceae	
16	<i>Ipomoea indica</i>		
17	<i>Ipomoea obscura</i>		
18	<i>Ipomoea sp.</i>		
19	<i>Momordica charantia</i>	cucurbitaceae	
20	<i>Chamaesyce hirta</i>	euphorbiaceae	
21	<i>Chamaesyce nutans</i>		
22	<i>Euphorbia heterophylla</i>		
23	<i>Phyllanthus amarus</i>		
24	<i>Phyllanthus niruroides</i>		
	<i>Phyllanthus tenellus</i>		
	<i>Cajanus scarabeoides</i>	fabaceae	
	<i>Centrosema pubescens</i>		
	<i>Crotalaria retusa</i>		
	<i>Desmanthus virgatus</i>		
	<i>Desmodium dichotomum</i>		
	<i>Desmodium incanum</i>		
	<i>Indigofera hirsuta</i>		
	<i>Leuceana leucopylla</i>		
	<i>Pithecellobium dulce</i>		
	<i>Senna occidentalis</i>		
	<i>Sesbania pachycarpa</i>		
	<i>Tephrosia purpurea</i>		
	<i>Teramnus labialis</i>		
	<i>Zornia glochidiata</i>		
	sp. 1		
	sp. 2		
	sp. 3		
	sp. 4		
	<i>Abutilon asiaticum</i>	malvaceae	
	<i>Malvastrum coromandelianum</i>		
	<i>Melochia pyramidalia</i>		
	<i>Sida acuta</i>		
	<i>Sida alnifolia</i>		
	<i>Sida cordifolia</i>		
	sp. 1		

[illegible]



### Annexe III

Exemple de cartographie du paysage entourant une parcelle de manguiers.





## Annexe IV

### Résultats des différents essais de partitionnement

(Tableaux de répartition des parcelles selon le nombre de groupe choisi et Indice corrigé de Rand)

#### *Partitionnement des données relatives aux pratiques agricoles*

Comparaison 3*4	1	2	3	4	Effectif 3 groupes
1	7	0	0	0	7
2	0	3	0	6	9
3	0	0	2	6	8
Effectif 4 groupes	7	3	2	12	24

Indice corrigé de Rand = 0,450

Comparaison 4*5	1	2	3	4	5	Effectif 4 classes
1	2	3	0	0	2	7
2	0	1	0	2	0	3
3	0	0	2	0	0	2
4	2	4	0	6	0	12
Effectif 5 groupes	2	8	2	8	2	24

Indice corrigé de Rand = 0,826

#### *Partitionnement des données relatives aux paysages*

Comparaison 3*4	1	2	3	4	Effectif 3 groupes
1	4	0	0	0	4
2	0	10	0	0	10
3	0	0	2	8	10
Effectif 4 groupes	4	10	2	8	24

Indice corrigé de Rand = 0,867

Comparaison 4*5	1	2	3	4	5	Effectif 4 classes
1	2	0	0	0	2	4
2	2	8	0	0	0	10
3	0	0	2	0	0	2
4	0	0	0	8	0	8
Effectif 5 groupes	4	8	2	8	2	24

Indice corrigé de Rand = 0,775